



Herrn Professor Dr. J. Lundbeck zu seinem 60. Geburtstag gewidmet.

Neuere Modellvorstellungen über die Dynamik der Grundfischbestände¹⁾

von

Gotthilf Hempel und Dietrich Sahrhage

Mit 11 Abbildungen im Text

Inhalt

	Seite
A. Einleitung	51
B. Wege zur Theorie der Befischung	53
1. Russells Summengleichung	53
2. Die Sigmoidkurve	55
3. Wandel im Begriff „Überfischung“	56
4. Ausbau und Anwendung der älteren Modelle	58
5. Beschreibung der Populationsdynamik durch Differentialgleichungen	59
C. Das populationsdynamische Modell von Beverton und Holt	60
1. Sterblichkeit	62
2. Nachwuchs, Selektion und Bestandsgröße	65
3. Wachstum und Gewichtsertrag	69
4. Ertrags- und Bestandsgleichungen	71
5. Theoretischer Höchstertrag und optimale Befischung	73
6. Ökonomische Aspekte	79
D. Schlußbetrachtung	80
1. Sammlung der Beobachtungsunterlagen	80
2. Wechselwirkungen innerhalb des Bestandes	82
3. Wechselwirkungen zwischen den Beständen	83
4. Vergleichende Bestandskunde	83
E. Zusammenfassung	84
F. Summary	84
G. Schrifttum	84
Anhang. Populationsdynamische Symbole und Definitionen	88

A. Einleitung

Früher als andere Zweige der Biologie stand die marine Fischereiforschung vor der Notwendigkeit, biologische Vorgänge durch mathematische Modelle zu beschreiben. Als die Frage auftauchte, welche Auswirkungen der Aufschwung der Fischerei auf die Fisch-

¹⁾ Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung am Institut für Seefischerei der Bundesforschungsanstalt für Fischerei in Hamburg und an der Biologischen Anstalt Helgoland angefertigt.

bestände haben würde, sahen sich die Fischereibiologen gezwungen, Modellvorstellungen von den aufbauenden und abbauenden Prozessen in einem befischten Bestand zu entwickeln und damit die Grundlage für Vorhersagen über die künftig zu erwartenden Fangerträge und über die Wirksamkeit von Schonmaßnahmen zu schaffen²⁾. In Anbetracht der Schwierigkeiten, denen die fischereiliche Bestandskunde gegenübersteht, scheint diese spekulative Arbeitsweise noch heute unvermeidlich.

Auf drei verschiedenen Wegen scheint es möglich, künftige Ertragsänderungen für die Seefischerei vorherzusagen: 1. *Analogieschluß*. Auf Grund älterer Statistiken und an Hand des Vergleiches mit anderen Fischereien lassen sich Erfahrungen über die Veränderungen der Fangerträge unter dem Einfluß verstärkter Befischung sammeln. Die hieraus abgeleiteten, speziellen Aussagen sind aber nur in dem Maße zuverlässig, wie es die alten Unterlagen sind, und wie die räumlich und zeitlich getrennten sowie biologisch und wirtschaftlich verschiedenen Fischereien miteinander vergleichbar sind. 2. *Das Experiment*. Ihm sind bislang nur einzelne Teilprobleme der Populationsdynamik zugänglich. Zu wünschen wären großräumige, wohlgeplante Versuche über die Reaktionen eines Seefischbestandes auf die Befischung. Aus technischen und wirtschaftlichen Gründen ist dieser Forschungsweg bis heute den Fischereibiologen verschlossen geblieben. 3. *Das Bestandsmodell*. Grundlage der Modellvorstellungen bildet jeweils eine biologische Hypothese über den Einfluß der aufbauenden und abbauenden Kräfte (Zuwachs, Wachstum; natürlicher Tod und fischereiliche Zehrung) auf die Größe und Produktivität des Bestandes. Es war das Ziel zahlreicher Studien, diejenige mathematische Darstellung zu finden, welche diese Beziehungen in übersichtlicher Form und ohne allzu starke Simplifizierung beschreibt. Am Modell studiert der Fischereibiologe experimentartig die Dynamik des Bestandes, indem er jeweils einen Faktor, z. B. die Sterblichkeit verändert, die anderen aber als konstant annimmt. Die Güte der Hypothese und die Genauigkeit, mit der sie durch die mathematische Formulierung wiedergegeben wird, entscheiden letztlich über die Brauchbarkeit des Modells, quantitative Vorhersagen zu geben. Die Entwicklung der biologischen Hypothese und der Ausbau der mathematischen Modelle sind immer nebeneinander hergelaufen. Rückwirkend gaben die Modellvorstellungen den Anstoß zu einer Analyse der älteren Fischereistatistiken, zu umfangreichen Bestandsuntersuchungen und zu Experimenten über spezielle Teilgebiete der Populationsdynamik (z. B. Dawes 1930/31, Bückmann 1952, Silliman und Gutsell 1958). Am Ausbau des Bestandsmodells sind damit die beiden anderen Wege, Ertragsvorhersagen zu machen, stark beteiligt.

Die Dynamik eines befischten Bestandes durch Untersuchungen auf See und an den Fischmärkten annähernd vollständig zu erfassen, erfordert einen enormen Aufwand. Es wird daher niemals möglich sein, gleichzeitig alle Nutzfischbestände zu analysieren und in ihren Veränderungen zu überwachen. Die populationsdynamischen Modelle

²⁾ Alle hier geschilderten Modellvorstellungen beziehen sich auf die Annahme, daß ein Fischbestand eine selbständige und räumlich in sich geschlossene Einheit sei. Derartige „unit stocks“ wurden von Parrish und Sharmán (1958) definiert als „the basic biological groups into which the population can be divided for the purpose of fishery management and regulation, and constitute ‚management units‘“. Die Selbständigkeit der „unit stocks“, die sich selbst erhaltende Fortpflanzungsgemeinschaften sind, wird entweder durch geographische Isolation gewährleistet oder — bei Gruppen, die zeitweilig oder zeitlebens im gleichen Gebiet vermischt vorkommen — durch Fortpflanzungsdranken (unterschiedliche Laichzeiten, Laichplätze, Laichgewohnheiten etc.). Der taxonomische Status solcher Bestände kann recht unterschiedlich sein. Wenn mehrere Bestände in einem Gebiet zwar genetisch getrennt sind, aber gemeinsam befischt werden und sich in ihrer Dynamik nicht unterscheiden, so können sie theoretisch als eine „management unit“ betrachtet werden. In der Praxis wird man jedoch meist von einer solchen Zusammenfassung absehen, da man nur schwer die Einheitlichkeit in der Dynamik beider Bestände nachweisen kann.

bieten in diesem Dilemma die Möglichkeit, vorherzubestimmen, welche Informationen wir über einen Bestand besitzen müssen, um die geforderten Aussagen über seine optimale Befischung mit dem jeweils gewünschten Maß an Zuverlässigkeit machen zu können. Für viele Vorhersagen ist eine gleichzeitige Kenntnis sowohl von der Größe des Bestandes als auch von Nachwuchs, Wachstum, natürlicher Sterblichkeit und der Einwirkung der Fischerei auf den Bestand nicht erforderlich. Wir müssen für einige dieser Parameter und ihre Wechselwirkungen plausibel erscheinende Annahmen machen und uns auf die Analyse weniger Faktoren, wie etwa der fischereibedingten Sterblichkeit, beschränken. Im Modell kann man den Einfluß der Fehler prüfen, die wir möglicherweise bei den Annahmen machen. Zum Beispiel läßt sich berechnen, wie sich die Fangserträge ändern, wenn die natürliche Sterblichkeit doppelt so groß ist als ursprünglich angenommen, oder wenn das Individualwachstum nicht, wie vorausgesetzt, unabhängig von der Bestandsdichte ist, sondern in gesetzmäßiger Weise mit zunehmender Bestandsgröße geringer wird. Diese Prüfverfahren geben daher entscheidende Hinweise für die Planung biologischer Untersuchungen an den Seefischbeständen.

Die vorliegende Arbeit will in kurzen Zügen über das umfassendste mathematische Modell der Dynamik genutzter Fischbestände referieren (B e v e r t o n und H o l t 1957) und will versuchen, dieses Modell in den Rahmen der früheren Bemühungen um die Theorie der Befischung und der Überfischung zu stellen. Ein zentrales Problem der Fischereibiologie in Nord- und Westeuropa war von Anfang an die Frage nach der Überfischung der Grundfischbestände mit dem Schleppnetz. Die für diese Fischerei entwickelten theoretischen Erörterungen können natürlich nicht alle den Anspruch auf Allgemeingültigkeit erheben. Bei Fischen mit grundsätzlich abweichender Lebensweise, vor allem bei pelagischen Arten und bei Bewohnern der tropischen Meere sowie für Fischereien, in denen andere Fangmethoden vorherrschen (z. B. Angelfischerei), müssen andere Vorstellungen über die Populationsdynamik entwickelt werden. Dementsprechend nahm die Fischereiforschung in anderen Teilen der Welt, besonders im Indopazifik, einen anderen Weg. Darauf soll hier aber nicht eingegangen werden.

Seit Ende des 2. Weltkrieges wird in vielen Fischereiländern in steigendem Maße an der theoretischen und praktischen Lösung des Problems der rationellen Befischung gearbeitet. Die zahlreichen Veröffentlichungen über bestandskundliche Untersuchungen sind heute kaum noch zu übersehen. Zweifellos hängt diese verstärkte Tätigkeit damit zusammen, daß die immer intensivere Nutzung der natürlichen Bestände in vielen Meeresgebieten Regulierungsmaßnahmen erforderlich gemacht hat, deren Grundlagen und Durchführung wissenschaftlich fundiert werden mußte. Gerade die Verhandlungen über die gemeinsame Schonung der Fischbestände fordern eine eingehende Beschäftigung mit der Populationsdynamik. Wie im folgenden Kapitel gezeigt wird, gab es vor dem Kriege in Deutschland wertvolle Ansätze zur Behandlung der genannten Probleme. Leider wurden diese Arbeiten nach dem Kriege bei uns noch nicht wieder aufgenommen. Um so wichtiger scheint es uns, auf einige der inzwischen im Ausland erzielten Fortschritte hinzuweisen.

B. Wege zur Theorie der Befischung

1. Russell's Summengleichung

Die erste umfangreiche Darstellung über die rationelle Befischung eines großen Fischbestandes bildet H e i n c k e s (1913) 'Generalbericht' über die Scholle. In ihm wurde die Notwendigkeit, der Umfang und die Auswirkungen von Schonmaßnahmen eingehend auf Grund aller verfügbaren biologischen und statistischen Unterlagen diskutiert. Den im 'Generalbericht' niedergelegten Berechnungen liegen aber keine konkreten Vorstellungen

über eine dynamische Wechselwirkung zwischen Befischung und Bestand zugrunde. Zwar begegnen wir bei H e i n c k e schon dem Begriff der Produktivität des Bestandes, die fischereilich genutzt werden kann, ohne die Bestandsdichte nachhaltig zu reduzieren; es blieb aber R u s s e l l (1931) vorbehalten, das Gleichgewicht zwischen Ertrag und Produktion formelmäßig zu umschreiben. Er bediente sich dabei der einfachen Summenformel:

$$S_2 = S_1 + (A + G) - (C + M).$$

Die Größe eines Bestandes in einem bestimmten Jahre (S_2) hängt ab von der Bestandsgröße im vorhergehenden Jahre (S_1), dem neu in den Bestand eintretenden Nachwuchs (A) sowie dem Gewichtszuwachs der Fische (G) unter Abzug der fischereibedingten (C) und naturbedingten (M) Verluste. Wenn der Bestand im Gleichgewicht bleiben soll, muß der jährliche Zuwachs ebenso groß sein wie die Gesamtzehrung:

$$A + G = C + M.$$

Der befischte Bestand wird auf gleicher Höhe gehalten, wenn der Fang so groß ist wie der natürliche Zuwachs abzüglich der durch naturbedingte Sterblichkeit zugrunde gehenden Fische:

$$C = A + G - M.$$

R u s s e l l betonte, daß bei den populationsdynamischen Berechnungen nicht vom Gesamtbestand einer Fischart in einem Meeresgebiet auszugehen ist, sondern von der Anzahl der Fische im befischbaren Bestand. Dieser bezieht seinen Nachwuchs aus dem Jungfischbestand. Die Erkenntnis, daß in der Natur Wachstum, Nachwuchsziffer und Sterblichkeit nicht unabhängig voneinander sind, und vieles auf ihre Abhängigkeit von der Bestandsdichte hindeutet, erschwerte R u s s e l l und anderen Bearbeitern die praktische Anwendung der Formel.

B ü c k m a n n (1932, 1937) unterzog die biologische Verknüpfung der Parameter einer näheren Betrachtung. Er berechnete mit einfachen mathematischen Mitteln in praktischen Beispielen denjenigen Fangertrag der Schollenfischerei in der südöstlichen Nordsee, welcher bei Anwendung von Schleppnetzen verschiedener Maschenweite zu erzielen ist. Hierbei setzte er Schätzwerte für die Anteile der naturbedingten und fischereibedingten Sterblichkeit (Zehrung) an der aus dem Altersaufbau bekannten Gesamtsterblichkeit ein. Auch berücksichtigte er bei seinen Berechnungen den Einfluß der Bestandsdichte auf die Wachstumsgeschwindigkeit. B ü c k m a n n (1932) entwickelte ein Rechenmodell, an dem er die fortlaufende Abnahme der Individuenzahl einer Jahresklasse und den resultierenden Fang erläuterte. Dieses Rechenbeispiel weist Ähnlichkeiten zu dem mechanischen Modell auf, das R i c h a r d s o n und G u l l a n d (1958) konstruiert haben (s. S. 58). Die Summation der in den einzelnen Jahren erzielten Erträge hat später in der Methode der „virtual population“ (s. S. 64) erhebliche praktische Bedeutung gewonnen.

Die internationale Regulierung der Heilbuttfischerei im nordöstlichen Pazifik ab 1930 gab Gelegenheit, solche theoretischen Überlegungen praktisch anzuwenden. T h o m p s o n und B e l l (1934) und T h o m p s o n (1937) untersuchten den Einfluß der Fischerei auf den Heilbuttbestand und schätzten die bei verschiedener Fischereintensität zu erzielenden Erträge ab. Sie errechneten bei Annahme konstanter Nachwuchsmenge und Wachstumsgeschwindigkeit mit Hilfe der annähernd bekannten Raten der naturbedingten und fischereibedingten Sterblichkeit Erträge von einem hypothetischen Bestand. Diese fiktiven Werte stimmten mit den wirklichen Erträgen der Heilbuttfischerei in den vergangenen Jahren befriedigend überein. Mit den so geprüften Berechnungsverfahren konnten die Autoren zeigen, daß bei einer Verringerung der Befischungsintensität mit einem Ansteigen der Heilbutterträge zu rechnen war. Die tat-

sächliche Zunahme der Gesamterträge nach der Einschränkung der Fischerei durch Schonzeiten, Fangkontingentierung und andere Maßnahmen scheint die Gültigkeit dieser Schlußfolgerung zu bewiesen. Doch sei nicht verschwiegen, daß von Burkenroad (1948, 1951, 1953) dagegen Einwendungen erhoben worden sind. Er führte die Ertragschwankungen weitgehend auf natürliche Veränderungen zurück (vgl. dagegen Bell und Pruter, 1958). In einer späteren Arbeit (1950) hat sich Thompson mit den Ertragsverhältnissen nach der Regulierung und mit methodischen Fragen über die Nützlichkeit der obengenannten Schonmaßnahmen beschäftigt.

2. Die Sigmoidkurve

Im Anschluß an ihre Untersuchungen über Walbestände führten Hjort, Jahn und Ottestad (1933) eine andere Modellvorstellung in die marine Fischereibiologie ein. Sie betrachteten das Wachstum einer Population als Funktion der Größe des Bestandes und stellten dieses Wachstum in Form einer Sigmoidkurve dar (Abb. 1). Diese Theorie war schon früher für das Wachstum tierischer und menschlicher Populationen entwickelt und u. a. von Pearl und Reed (1923) mathematisch gefaßt worden. Ausgangspunkt ist die Annahme, daß die Stückzahl oder das Gewicht eines Bestandes (Biomasse), dessen Tiere sich in einem begrenzten Raum vermehren, zunächst mit wachsender Beschleunigung zunimmt, dann aber, durch die zunehmende intraspezifische Konkurrenz gebremst, asymptotisch einem Maximalwert zustrebt, der dem Fassungsvermögen des Lebensraumes entspricht.

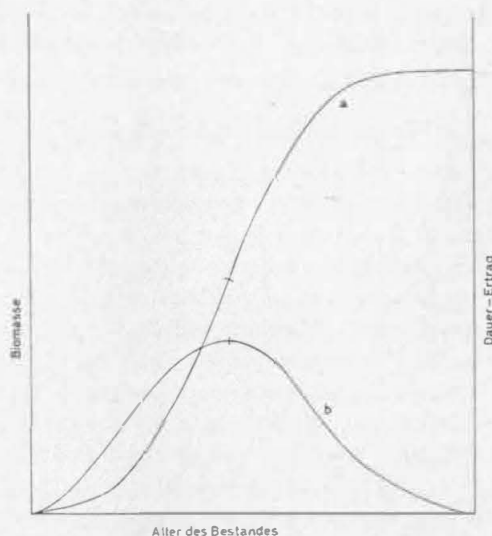


Abb. 1. Sigmoidkurve der theoretischen Bestandsentwicklung (a) und daraus abgeleitete Ertragskurve (b) nach Hjort, Jahn und Ottestad, 1933).

Die Zuwachsrate des Bestandes, d. h. die Nettoproduktion, steigt anfangs mit wachsendem Bestand ebenfalls stark an; im Wendepunkt der Sigmoidkurve ist der maximale Zuwachs erreicht, und die Produktion sinkt auf Null, wenn der Bestand auf sein Maximalgewicht angewachsen ist.

Aus diesen Vorstellungen über Wachstum und Produktivität eines Bestandes können wir ein anschauliches Bild von den Auswirkungen der Fischerei auf die Fischbestände gewinnen. Fast jeder ungenutzte Fischbestand wird bereits in jenem Gleichgewichtszustand mit seiner Umwelt stehen, der dem Endwert der Sigmoidkurve entspricht. Wenn die Fischerei den Bestand lichtet, schafft sie Lebensmöglichkeiten für

die nachwachsenden Fische, sie regt die Produktion an. Wird in einem Seegebiet die Fischerei neu aufgenommen, so liefert sie während der ersten Jahre reiche Erträge, die später schnell zurückgehen. Nach unserem Kurvenmodell müssen wir erwarten, daß — gleichbleibenden Fischereiaufwand vorausgesetzt — dies Absinken nach einiger Zeit aufhört, und der Bestand in der Folgezeit annähernd konstante Erträge liefert. Es hat sich ein Gleichgewicht zwischen dem auf ein gewisses Maß gelichteten Bestand und der Befischung eingestellt, in dem der Fangtrag der Zuwachsrates gleich ist. Der höchste Ertrag wird erzielt, wenn durch eine wohlbemessene Befischung der Bestand gerade im Zustand der größten Produktivität (Wendepunkt der Sigmoidkurve) gehalten wird. Theoretisch müßte es recht einfach sein, durch schrittweise Steigerung der Befischung diesen Zustand zu erreichen. Überschreitet man den Kulminationspunkt der Produktionskurve, so sinken die absoluten Fangträge trotz gesteigerter Befischung. Es ist jener Zustand erreicht, den wir als Überfischung im biologischen Sinne bezeichnen müssen. Der Nullpunkt der Produktionskurve, d. h. zugleich die Extinktion des Bestandes, ist in der Praxis nicht zu erreichen. Ihm entspricht nämlich ein unendlich großer Fischereiaufwand. Für einen gegebenen Bestand die Sigmoidkurve zu berechnen, ist sehr schwierig. Die kontrollierte, schrittweise Veränderung der Befischungsintensität ist wirtschaftlich kaum tragbar. Auch müssen wir bezweifeln, daß die Vorstellung von der konstanten Anzahl freier Lebensplätze, wie sie den Berechnungen der genannten Autoren zugrunde liegt, zutrifft. Tanaka (1957 a), der sich kürzlich mit dem Sigmoidmodell befaßt hat, weist darauf hin, daß es nur bei konstanten Umweltbedingungen gültig sein kann. Es ist wichtig, sich vor Augen zu halten, daß der Höchstertrag zwar wohl definiert ist, seine Größe aber mit den Umweltbedingungen, die Nachwuchs, Wachstum und Sterblichkeit beeinflussen, schwankt. Dem müßte die Befischungsintensität elastisch Rechnung tragen.

3. Wandel im Begriff „Überfischung“

Dennoch hat das Sigmoid-Modell den Anstoß zu einer neuen Formulierung des Begriffes „Überfischung“ gegeben. Ursprünglich verstand man hierunter die fortschreitende Dezimierung der Fischbestände durch eine intensive Fischerei. Man vermutete vor allem, daß die Nachwuchserzeugung in den gelichteten Beständen reduziert würde. Bisher liegen aber erst für wenige Fischbestände Beweise für eine solche Beziehung zwischen der Anzahl der Elterntiere und dem Nachwuchs vor. Sie wird bei nicht allzu langsamwüchsigen Fischen und solchen mit hoher Nachwuchsproduktion erst in Erscheinung treten, wenn die Bestände außerordentlich stark gelichtet sind. Bei „Überfischung“ im heutigen Sinne kann durchaus ein Gleichgewichtszustand zwischen der Fischerei und der Bestandsdichte vorliegen, nur ist dabei der Bestand durch zu starke Befischung so dünn, daß er nicht die maximalen Erträge zu produzieren vermag. Als „Unterfischung“ könnten wir dagegen jede schwache Befischung bezeichnen, die den Bestand nicht zur größtmöglichen Produktivität anregt. Der zwischen Unter- und Überfischung gelegene Idealwert des höchstmöglichen Dauerertrages ist zum Mittelpunkt der Überlegungen und Berechnungen in der Populationsdynamik genutzter Fischbestände geworden. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß er aus Modellen abgeleitet ist, die auf bisher nicht verifizierten, oftmals verallgemeinernden Annahmen beruhen³⁾.

Neben der Produktivität des Bestandes ist für die Fischerei vor allem die absolute Bestandsdichte von Bedeutung. Diese entscheidet darüber, wieviele Fische jedes Fahrzeug pro Zeiteinheit fangen kann. Der Einheitsfang (Fang je Befischungseinheit) be-

³⁾ Ein kurzer Überblick über den unterschiedlichen Gebrauch des Ausdrucks „overfishing“ in der englischsprachigen Literatur der letzten Jahrzehnte findet sich bei Beverton und Holt (1957, 389 f.). An dieser Stelle sei auch auf die allgemeinverständliche Darstellung der Überfischungsfragen durch Russell (1942) hingewiesen.

stimmt weitgehend die Rentabilität der Fischerei. Zu Beginn der Befischung liefert ein Fischbestand die höchsten Einheitsfänge. Der Ertrag jedes Schiffes sinkt dann in den folgenden Jahren ab, insbesondere, wenn gleichzeitig die Befischungsintensität weiter verstärkt wird. Dabei steigen aber die Gesamtanlandungen, bis etwa das biologisch optimale Gleichgewicht zwischen Bestand und Befischung erreicht ist. In diesem Gleichgewicht kann der Einheitsfang allerdings bereits so weit abgesunken sein, daß die Rentabilität des einzelnen Fahrzeugs und der Fischereibetriebe nicht mehr gewährleistet ist.

In solchem Falle wäre eine Unterfischung (im biologischen Sinne) wirtschaftlich günstiger. Gelegentlich fordern sozialpolitische Erwägungen (z. B. die Stützung zahlreicher selbständiger Kleinbetriebe) oder spezielle Marktbedingungen (z. B. Bevorzugung der kleineren Seezungen als „Portionsfische“) die Aufrechterhaltung einer hohen Befischungsintensität, die — biologisch betrachtet — eine Überfischung zur Folge hat. Für die Eiweißversorgung der wachsenden Menschheit muß aber in Zukunft die wirtschaftliche Struktur der Fischerei mehr als bisher den biologischen Gegebenheiten der Bestände angepaßt werden. Ist ein Fischbestand bereits überfischt, so muß in oft langwierigen Verhandlungen zwischen den Vertretern der Fischerei und der Fischereibiologie der beteiligten Nationen nach Wegen zur Hebung der Produktionskraft des Bestandes gesucht werden. Die Flottenstärke zu reduzieren, ist selten möglich, auch die Einführung von Schongebieten und Schonzeiten und die Beschränkung der Anlandungen trifft meist auf große Schwierigkeiten. Oftmals ist auch der biologische Nutzen solcher Maßnahmen zweifelhaft (z. B. Burkenroad 1953, Hart 1958, Kändler 1952, Lundbeck 1952, Ricker 1958 b). Als wirksamster Ausweg bleibt die Schonung der Seefische durch Vergrößerung der Maschenweiten und in zweiter Linie die Festsetzung von Mindestmaßen für angelandete Fische. Die Fischereibiologie bemüht sich um Berechnungsverfahren, die es gestatten, den Effekt solcher Maßnahmen auf die Ertragsfähigkeit der Bestände vorherzusagen (vgl. Beverton und Holt 1957, p. 392 ff.).

Einen Überblick über die Entwicklung der Vorstellungen von der Überfischung und der ihr zugrunde liegenden Populationsdynamik geben die *Rapports et Procès Verbaux* des Internationalen Rates für Meeresforschung. Auf mehreren Tagungen wurden in den dreißiger Jahren und nach dem letzten Krieg spezielle Fragen aus diesem Problemkreis diskutiert. Die Zweckmäßigkeit des Schutzes untermaßiger Fische wurde 1932 eingehend verhandelt (Vol. 80) und im Anschluß daran die Beziehungen zwischen Mindestmaß und Mindestmaschenweite besprochen (Vol. 90, 1934). Auf den wissenschaftlichen Ergebnissen dieser Tagung fußte z. T. die Londoner Fischereikonvention von 1937, über die Baels in Vol. 115 (1945) unter Angabe aller der Konvention zugrunde liegenden Schriften berichtete. Im gleichen Band findet sich ein historischer Abriß über die „Internationale Meeresforschung“, der ebenfalls auf unser Problem eingeht. Das Überfischungsproblem selbst stand 1939 im Mittelpunkt der Diskussion (Vol. 110). In den Bänden 114 (1944) und 122 (1948) wurden die Auswirkungen der Kriegsschonzeit beschrieben; genannt seien auch die Verhandlungen über die Pläne zur Schonung der Fischbestände in der Faxe-Bucht (Vol. 120, 1948). An die älteren Diskussionen über die Überfischung schlossen sich einige der Beiträge für die Sitzungen des Jahres 1954 (Vol. 140) an, die sich u. a. mit populationsdynamischen Berechnungsverfahren, insbesondere über die Abschätzung der fischereibedingten Sterblichkeit befaßten und die z. T. im Zusammenhang mit den Arbeiten der „Permanent Commission“ der Internationalen Fischereikonvention von 1946 standen. Neben diesen Tagungen, die sich speziell mit der Dynamik der genutzten Bestände beschäftigten, müssen aber auch solche genannt werden, die bestimmte Teilprobleme aus der Biologie und Ökologie der Fische behandelten, und die erst die Grundlagen für die populationsdynamischen Studien schufen: 1930 und 1936 über die Fluktuationen (Vol. 65 und 101), 1938 über das Wachstum (Vol. 108), 1948 über den Einfluß der Klimaveränderung in der Arktis auf die Fischbestände (Vol. 124), und 1951 über die Beziehungen zwischen Fischerei und Hydrographie (Vol. 131). Nach dem Kriege fanden auch außerhalb des Internationalen Rates

für Meeresforschung mehrere Tagungen statt, auf denen Fragen der fischereilichen Populationsdynamik behandelt wurden. Im Jahre 1947 wurde in Toronto ein Symposium über die Dynamik der Fischbestände abgehalten⁴⁾. Über die interessanten Arbeiten dieser Tagung liegt ein kritischer Bericht von Kesteven (1950) vor. Gemeinsam mit dem Internationalen Rat für Meeresforschung (ICES) diskutierte die International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries (ICNAF) in Biarritz im März 1956 Probleme der Durchführung fischereibiologischer Untersuchungen. Dabei nahmen populationsdynamische Methoden einen breiten Raum ein⁵⁾. Im „Workshop on Population Dynamics and Statistics“ wurde 1957 in Lissabon eine große Anzahl wertvoller Beiträge zur fischereilichen Bestandskunde, zur Abschätzung des Fischereiaufwandes und zur Selektivität der Fanggeräte vorgelegt. Bisher ist erst der erste Band der Verhandlungen erschienen⁶⁾.

4. Ausbau und Anwendung der älteren Modelle

Die Modelle der Summen- und Sigmoidkurve sind bis in die neueste Zeit immer weiter ausgebaut worden. Für ihre praktische Anwendung kommt ihnen zugute, daß sie anschaulicher sind als Differentialgleichungen. Graham (1935) benutzte beide Verfahren, um den Einfluß der Fischereieinschränkung während des 1. Weltkrieges auf den Kabeljaubestand in der Nordsee und die britischen Nachkriegsanlandungen zu studieren. Nach den Ergebnissen dieser Untersuchung forderte er eine internationale Einschränkung der Fischerei in der Nordsee. In späteren Arbeiten gab er einen Überblick über die Theorien zum Problem der rationellen Fischerei (Graham 1939, 1952). Zur Veranschaulichung der Vorgänge in einem befischten Bestand wurde im Fisheries Laboratory Lowestoft ein mechanisches Modell konstruiert, mit dessen Hilfe man direkt die Fangerträge unter verschiedenen biologischen und fischereilichen Ausgangsbedingungen ablesen kann (Richardson und Gulland 1958). Baerends (1950) untersuchte an Hand der internationalen Statistiken den Einfluß der intensiven Fischerei auf die Fischbestände in der Nordsee und die Möglichkeiten, diese Fischerei zu regulieren. Bei den deutschen Arbeiten standen die ökologischen und biologischen Gesichtspunkte der Populationsdynamik im Vordergrund. So berücksichtigte Bückmann (1938, 1939) besonders das Individualwachstum der Fische. Mit Hilfe der Kurven der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit suchte er die Beziehungen zwischen Befischungintensität und Ertrag durch mathematische Funktionen zu beschreiben. Er stellte die formalen Ähnlichkeiten zwischen dem Wachstum des Bestandes und dem Individualwachstum heraus, wies aber darauf hin, daß es kein allgemein gültiges Gesetz des organischen Wachstums gibt. Im Hinblick auf das Sigmoidmodell betonte er, daß der Zuwachs nicht genau bei der Hälfte der maximalen Bestandsdichte am größten sein muß, wie aus dem Verlauf der Sigmoidkurve abzuleiten wäre. Lundbeck (1953, 1954) betrachtete vom ökologischen wie vom praktisch-fischereilichen Standpunkt aus die Dynamik genutzter und ungenutzter Tierbestände der Binnengewässer und des Meeres. Die Gesetzmäßigkeiten in der Abnahme verschiedener Nutzfischbestände wurden von A. J. C. Jensen (1939) erörtert. Schaefer (1954 a und b) entwickelte das Modell der Sigmoidkurve mathematisch weiter und führte hiermit Berechnungen für die Heilbuttfischerei im Nordpazifik und die kalifornische Sardinenfischerei aus. Später ergänzte er seine theoretischen Überlegungen und wandte sie auf die Thunfischbestände des tropischen Ostpazifik an (Schaefer 1957 a). Aus der langfristigen, sorgfältig aufgebauten

⁴⁾ Bull. Bingham Oceanogr. Collect. 11 (4), New Haven 1948.

⁵⁾ I. C. N. A. F.: Some Problems for Biological Fishery Survey and Techniques for their Solution, Spec. Publ. I. C. N. A. F. (1), Halifax 1958.

⁶⁾ I. C. N. A. F., I. C. E. S., F. A. O.: Fishing Effort, the Effect of Fishing on Resources and the Selectivity of Fishing Gear, Spec. Publ. I. C. N. A. F. (2), Rom 1960.

Statistik der kalifornischen Fischerei auf den Gelbflossenthun berechnete Schaefer ein Relativmaß für die Bestandsgröße, wobei er den Fischereiaufwand für den Einheitsfang auf ein Standardschiff umrechnete. Von den Vorstellungen des Sigmoidmodells, d. h. dem Wechselspiel zwischen der fischereilichen Entnahme und der Produktionskraft, ausgehend, beschrieb er die Beziehungen zwischen der Fischereiintensität und der Größe des Bestandes sowie deren Änderungen im Verlaufe des Jahres. Daraus bestimmte er den theoretischen Maximalfang und die dafür aufzuwendende Fischereiintensität. Die in den einzelnen Jahren tatsächlich festgestellten Werte für Fang und Fischereiaufwand ließen sich mit der theoretischen Befischungskurve vergleichen. Schaefer fand, daß die gegenwärtig ausgeübte Fischerei auf den kalifornischen Thun geringer ist, als für das Erzielen von Höchstertträgen, d. h. für die Ausschöpfung des gesamten Produktionspotentials des Bestandes, erforderlich wäre.

Von den amerikanischen Veröffentlichungen sind außerdem diejenigen von Herrington (1948) und Ricker (1954) zu nennen. Beide beschäftigen sich mit der Frage der Abhängigkeit der Eizahl und des Nachwuchses von der Größe des jeweiligen Laichbestandes. Ricker entwickelte dabei seine Theorie von der Tendenz der Bestände, zahlenmäßige Oszillationen zu zeigen. Widrig (1954) verdanken wir eine Methode zur Bestimmung der absoluten Bestandsgröße nach der Fang- und Aufwandsstatistik, die er auf Grund der Vorarbeiten von Ricker (1940) und Silliman (1943) erarbeitete. Er wandte diese auf den kalifornischen Sardinenbestand an. Auch Clark und Marr (1955) benutzten unter anderem diese Methode bei ihren umfassenden populationsdynamischen Untersuchungen über die Ursache des Rückganges der kalifornischen Sardinenfischerei (vgl. Lundbeck, 1958). In jüngster Zeit haben auch japanische Wissenschaftler zahlreiche Beiträge vor allem zur mathematischen Methodik der Bestandsanalyse und zur Erfassung des Fischereiaufwandes veröffentlicht.

Dieser historische Überblick beschränkt sich notwendigerweise auf die wichtigsten Arbeiten aus der marinen Fischereibiologie; hier seien nur drei Veröffentlichungen aus dem Gebiet der Süßwasserfischerei genannt, die von allgemeinerer Bedeutung für die Bestandskunde sind: Walter (1934) betrachtete die Produktion der Fischgewässer im Zusammenhang mit dem Zuwachs der Fische bei unterschiedlichem Nahrungsangebot und Raumfaktor. Elster (1944) zeigte am Beispiel der Blaufelchenfischerei des Bodensees, wie in der Binnenfischerei Untersuchungen über das Verhältnis von Produktion, Bestand, Befischung und Ertrag durchzuführen sind. Silliman und Gutsell (1958) befischten zwei Guppy-Bestände (*Lebistes reticulatus*) in kleinen Aquarien unter kontrollierten Bedingungen. Sie fanden dabei die herkömmlichen Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Bestandsgröße, Bestandszusammensetzung und Fischereiertrag bestätigt. Die höchsten Erträge, bei denen ein Fünftel des gebotenen Futters als Fischfleisch zurückgewonnen wurde, konnten in einem stark gelichteten Bestand (0,3 bis 0,4 des Maximalbestandes) erzielt werden. Diese Arbeit wurde von Lundbeck (1960 a) eingehend referiert.

Eine Zusammenfassung der gebräuchlichen Berechnungsmethoden und der Wege, dafür geeignete Zahlenunterlagen zu schaffen, wurde kürzlich von Ricker (1958 a) veröffentlicht. Die älteren Methoden sind bei Bückmann (1929) dargestellt.

5. Beschreibung der Populationsdynamik durch Differentialgleichungen

Den ersten Versuch einer mathematischen Formulierung der Beziehungen von Befischung und Ertrag verdanken wir Baranov (1918). Er entwickelte eine Differentialgleichung für den Einfluß der aufbauenden und abbauenden Kräfte in einem Fischbestand. Seine Vorstellungen von der Populationsdynamik waren rein theoretisch. Es fehlten damals noch weitgehend die Kenntnisse über die Größe und die Wechsel-

beziehungen der Parameter: Nachwuchs, Wachstum und Sterblichkeit. So gerieten die Überlegungen Baranovs in Vergessenheit.

Die Möglichkeit, durch Einführung der Infinitesimalrechnung den Zustand eines Bestandes in jedem beliebigen Zeitabschnitt zu beschreiben, nutzten nach Baranov verschiedene andere Autoren. Unter ihnen ist besonders Volterra (1928) anzuführen, der auf diese Weise theoretisch die Beziehungen im Feind-Beute-Verhältnis untersuchte. Auch Thompson und Bell (1934), Bückmann (1938), Schaefer (1954) u. a. bedienten sich der Differential- und Exponentialgleichungen. Beverton und Holt (1957)⁷⁾ erstellten auf der Grundlage der bisher erarbeiteten Theorien ein Bestandsmodell, das umfassender und zugleich elastischer und ausbaufähiger ist als die älteren Formulierungen. Experimentartig kann man an diesem mathematischen Modell den Einfluß der auf- und abbauenden Kräfte im Fischbestand studieren.

Beverton und Holt trugen alle bekannten Hinweise auf Wechselbeziehungen zwischen Nachwuchs, Wachstum, Sterblichkeit und Bestandsdichte zusammen und wiesen Wege, sie als zusätzliche Gleichungen in das Formelgebäude einzufügen. Sie entwickelten ihr Modell im Hinblick auf den Grundfischfang mit dem Schleppnetz, vor allem auf die Befischung des Schollen- und Schellfischbestandes der Nordsee. Zweifellos lassen sich aber große Teile des Modells auch zur Beschreibung der Vorgänge in anderen Beständen verwenden. Ein Überblick über den Aufbau des Modells von Beverton und Holt findet sich im nächsten Kapitel dieser Studie.

Die bisher erwähnten Schriften sind fast ausschließlich Beiträge zur Lösung des rein biologischen Aspektes der rationellen Befischung, der durch den Begriff des höchstmöglichen Dauerertrages gekennzeichnet ist. Die ökonomische Seite des Problems wird erst in allerletzter Zeit eingehender studiert, obwohl schon Thompson und Bell (1934) und andere auf die Bedeutung dieser Fragen hingewiesen haben. Vor allem die Arbeiten von Gerhardsen (1952), Scott (1955) und Scott Gordon (1953, 1954) sind zu nennen. Die beiden Letztgenannten veröffentlichten Beiträge anlässlich der Tagung der FAO in Rom 1956 über ökonomische Probleme in der Fischerei⁸⁾. Schaefer (1957b) unterzog die Überlegungen Scott Gordons einer kritischen Betrachtung und bemühte sich, die Kostenfrage für den Fischereiaufwand in sein mathematisches Populationsmodell mit einzubeziehen.

Wir werden später sehen, daß auch das Modell von Beverton und Holt gestattet, die Erträge in Form des Reinerlöses auszudrücken. Diese Methode machten sich Dickie und McCracken (1955) zunutze, als sie die Entwicklung der Fischerei auf die Flunder *Parophrys vetulus* analysierten. Einer Verknüpfung zwischen dem biologischen Begriff des theoretischen Höchstertrages und den ökonomischen Aspekten stehen aber erhebliche Schwierigkeiten entgegen.

C. Das populationsdynamische Modell von Beverton und Holt⁹⁾

Die Vorzüge des Modells von Beverton und Holt bestehen in der allgemeinen Anwendung der Differentialrechnung. Damit wird der Tatsache Rechnung getragen, daß die aufbauenden und abbauenden Vorgänge in den Fischbeständen vorwiegend konti-

⁷⁾ Eine kurzgefaßte Übersicht, die als Einführung sehr geeignet ist, veröffentlichten Beverton und Holt in dem von Graham (1956) herausgegebenen Lehrbuch „Sea Fisheries“.

⁸⁾ Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), The Economics of Fisheries, 234 pp., Rom 1957.

⁹⁾ Wir waren gezwungen, für die große Anzahl englischsprachiger Ausdrücke der populationsdynamischen Terminologie entsprechende deutsche Begriffe zu bilden. Soweit überhaupt möglich haben wir dabei auf schon gebräuchliche, unter anderem von Heincke, Bück-

nuierlich verlaufen¹⁰⁾. Die einzelnen Parameter werden als Exponentialkoeffizienten dargestellt und geben als solche die Raten der Veränderung in jedem Augenblick wieder. Die Parameter können in Form der Exponentialkoeffizienten einfach addiert werden, was bei prozentualen o. ä. Veränderungsrate(n) (prozentuale Sterblichkeitsraten etc.) nicht möglich ist. So lassen sich bei dem hier beschriebenen Modell die natur- und fischereibedingten Verluste zur Gesamtsterblichkeit additiv vereinigen und den bestandsbildenden Parametern von Nachwuchs und Wachstum gegenüberstellen. Mit der Verwendung der Wachstumsgleichung von v. Bertalanffy wird das Wachstum der Fische in einer der mathematischen Struktur des Modells entsprechenden Weise beschrieben.

An den Anfang ihrer Darstellung setzen die Autoren eine einfache Form des Bestandsmodells. Für sie müssen eine Reihe von Annahmen gemacht werden, die nicht in allen Punkten den biologischen Gegebenheiten entsprechen. Um die Wechselbeziehungen innerhalb des Bestandes und zwischen den Beständen zu berücksichtigen, kann das Grundmodell entsprechend den jeweiligen Kenntnissen und Vorstellungen über die Biologie und Dynamik des Bestandes um einzelne Glieder erweitert werden. Der Teil II des Werkes von Beverton und Holt bringt derartige Ausformungen des Grundmodells, auch werden hier Wege zur besseren quantitativen Erfassung und Beschreibung ökologischer Vorgänge gewiesen, und eine Fülle von Material über die Ökologie von Grundfischbeständen, insbesondere denen der Scholle und des Schellfisches in der Nordsee, ist zusammengetragen und für den Ausbau des Modells und seine Annäherung an die natürlichen Verhältnisse verwertet. Auf diese umfassenden Studien kann im vorliegenden Aufsatz nicht eingegangen werden. Auch die im Teil III dargestellten Verfahren zur Bestimmung der einzelnen Parameter können hier nur gestreift werden. Es handelt sich um eine große Anzahl Methoden, aus denen man je nach den vorhandenen Beobachtungsunterlagen oder Forschungsmöglichkeiten die geeigneten auswählen muß. Die gewonnenen Resultate werden immer nur Schätzwerte für die Größe des betreffenden Parameters im Gesamtbestand sein. Die Güte der Schätzwerte hängt von der Repräsentativität der zugrunde liegenden Proben, der Zuverlässigkeit ihrer Bearbeitung und der Informationskraft der betreffenden Berechnungsmethode ab. In den meisten Fällen wird man versuchen, die einzelnen Parameter auf mehreren, möglichst voneinander unabhängigen Wegen zu bestimmen. Der Teil IV des Buches befaßt sich an Hand zahlreicher Beispiele mit der praktischen Anwendung des Modells zur Klärung der Frage nach der optimalen Befischung der Grundfischbestände in der Nordsee. Die diesem Teil der Abhandlung als Grundlage dienenden Untersuchungen und die aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen waren die Basis für die internationalen Fischereiverhandlungen der letzten Jahre.

Die folgenden Ausführungen beziehen sich vorwiegend auf die einfache Form des Modells von Beverton und Holt. Die wichtigsten ihm zugrunde liegenden Annahmen sind: Wachstum, Nachwuchs und naturbedingte Sterblichkeit sind über längere Zeit konstant oder fluktuieren nur kurzfristig; keinesfalls dürfen sie langfristigen, gerichteten Veränderungen unterliegen. Sie sind unabhängig von der Bestandsdichte, und es

mann und Lundbeck in das deutsche Schrifttum eingeführte Ausdrücke zurückgegriffen. Eine Liste der wichtigsten populationsdynamischen Symbole und Bezeichnungen findet sich im Anhang. Ein entsprechendes Verzeichnis wurde von der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung als Grundlage für künftige wissenschaftliche Veröffentlichungen angenommen. Außerdem sind diese Symbole und Definitionen in englischer, japanischer und deutscher Sprache von Holt et al. (1959) zusammengestellt worden. Eine vielsprachige Liste veröffentlichte Holt (1960).

¹⁰⁾ Allerdings müssen wir meist ganze Jahre als Zeiteinheit verwenden, um den jahreszeitlichen Unterschieden bei Saison-Fischereien oder beim Wachstum und Nachwuchs der Fische in der gemäßigten und kalten Zone Rechnung zu tragen.

bestehen keine Beziehungen zwischen den sie beschreibenden Exponentialkoeffizienten und der fischereibedingten Sterblichkeit. Nachwuchsproduktion und natürliche Mortalität seien unabhängig vom jeweiligen Altersaufbau des Bestandes. Mit dem einfachen Modell läßt sich die Menge der jeweils bei unterschiedlichem Fischereiaufwand aus einem Bestand zu fangenden Fische berechnen. Benötigt man nur Relativwerte über die Stückzahl im Fang, so sind nur Daten über die Sterblichkeit erforderlich (s. u. S. 68). Für Relativwerte über den zu erwartenden Gewichtsertrag oder für Angaben über den Einfluß verschiedener Maschenweiten müssen wir zusätzlich Kenntnis über die Wachstumsgeschwindigkeit haben, und will man schließlich absolute Angaben über die Erträge gewinnen, so müssen in die Gleichungen auch Zahlenwerte für die Menge des Nachwuchses, der in den befischten Bestand eintritt, eingesetzt werden.

1. Sterblichkeit

Im folgenden sei der Einfluß der Sterblichkeit auf die Anzahl der Fische einer Jahresklasse untersucht. In einem befischten Bestand gehören N Tiere zu einer Jahresklasse (Jahrgang). Diese Jahresklasse ist in jedem Augenblick einer Abnahme durch die natur- und fischereibedingte Sterblichkeit unterworfen:

$$\frac{dN}{dt} = -ZN, \quad (1)$$

d. h., die Anzahl der in jedem Augenblick sterbenden Fische ist gleich der Anzahl der vorhandenen Fische multipliziert mit einer Konstante Z , die als **exponentieller Koeffizient der Gesamtverluste** bezeichnet wird. Diese Ausgangsformel, eine Differentialgleichung 1. Ordnung, wird umgestellt mit dem Ziel, sie nach N_t , d. h. der Anzahl der Überlebenden zur Zeit t , aufzulösen:

$$\frac{dN}{N} = -Zdt.$$

Durch Integration

$$\int_{N_0}^{N_t} \frac{dN}{N} = \int_0^t -Zdt \quad \text{erhält man}$$

$$\log_{\text{nat}} N_t - \log_{\text{nat}} N_0 = -Zt$$

$$\log_{\text{nat}} \frac{N_t}{N_0} = -Zt$$

Dabei ist N_0 die Ausgangszahl der Fische. Um die linke Seite der Gleichung aufzulösen, erhebt man beide Seiten zur Potenz von e , der Basis des natürlichen Logarithmus:

$$e^{\log_{\text{nat}} \frac{N_t}{N_0}} = e^{-Zt}$$

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Zt} \quad (2)$$

$$N_t = N_0 \cdot e^{-Zt} \quad (3)$$

$N_0 - N_t$ ist die Anzahl der Fische, die im Zeitraum 0 bis t gestorben sind. Üblicherweise wird die Anzahl der Toten nach $N_0 (1 - e^{-Zt})$ oder $N_0 - N_0 \cdot e^{-Zt}$ berechnet.

Der exponentielle Koeffizient der Gesamtverluste Z , der sich aus der Abnahme der Individuenzahl in einer Jahresklasse errechnen läßt, setzt sich aus den entsprechenden Koeffizienten für die naturbedingten Verluste (M) und die fischerei-

bedingten Verluste (F) zusammen, d. h. $Z = M + F$. Die Trennung von Z in M und F ist eines der Hauptprobleme populationsdynamischer Studien.

Hier können nur die wichtigsten Berechnungsverfahren angedeutet werden, die eingehend und kritisch von Beverton und Holt (1956) besprochen worden sind.

Gesamtsterblichkeit: Die abnehmende relative Häufigkeit der Fische eines Jahrgangs (gemessen am Einheitsfang) in aufeinander folgenden Jahren oder der mittlere Altersaufbau eines Bestandes (gemittelt über eine Reihe von Jahren) liefern ein Maß für die Gesamtsterblichkeit. Die natürlichen Logarithmen von N_{t+1}/N_t ergeben eine lineare Regression, die direkt Z entspricht. Den Altersaufbau nur in einem einzigen Jahre zu studieren, ist wegen der unterschiedlichen Ausgangsstärke der einzelnen Jahrgänge nicht befriedigend. Angaben über die prozentuale Alterszusammensetzung in den Anlandungen sind für Sterblichkeitsberechnungen wenig geeignet. Dagegen kann der reziproke Wert der Differenz zwischen dem mittleren Lebensalter im Bestand (mittlere Lebenserwartung, \bar{t}) und dem Alter, in dem die Jungfische in den befischten Bestand eintreten, (t_c) zur Berechnung von Z herangezogen werden:

$$Z = \frac{1}{\bar{t} - t_c}$$

Wenn die Körperlänge oder andere Körpermaße eng mit dem Alter korreliert sind, lassen sich diese analog verwenden.

Fischereibedingte und naturbedingte Sterblichkeit: Im Falle plötzlicher und quantitativ erfaßter Änderungen der Befischungsintensität genügen Angaben über die Gesamtsterblichkeit vor und nach der Befischungsänderung, um F und M zu trennen. Besonders einfach ist die Berechnung, wenn vorübergehend so gut wie keine Fischerei betrieben wird und so $F = 0$ und $Z = M$ ist, wie mancherorts während der vergangenen beiden Kriege (Kriegsschonzeit). Vergleicht man zwei Altersgruppen, von denen die eine von der Fischerei noch nicht erfaßt wird, während die Fische der anderen bereits gefangen werden, so liefert die Differenz zwischen den Gesamtsterblichkeiten beider Gruppen ein Maß für die fischereibedingte Sterblichkeit bei den älteren Fischen.

Zwischen F und der Befischungsintensität f besteht eine lineare Beziehung $F = c \cdot f$. Die Proportionalitätskonstante c entspricht der Wirksamkeit des Fischereiaufwandes je Gebiets-einheit. Mit der Befischungsintensität ändert sich im Fischbestand die Gesamtsterblichkeit. Wenn M konstant bleibt, so ist diese Veränderung allein der fischereibedingten Sterblichkeit zuzurechnen. Stellt man unter Berücksichtigung von c eine Regression zwischen Befischungsintensität und Gesamtsterblichkeit aus einem größeren Beobachtungsraum auf, dann kann man nach $F = 0$ extrapolieren und erhält dabei einen Wert für M (Abb. 2).

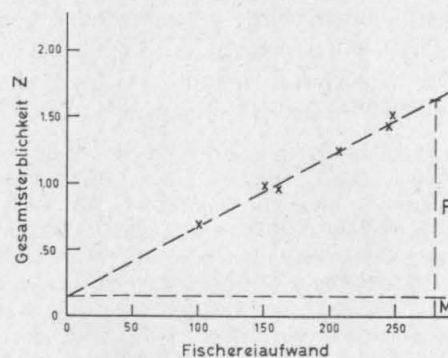


Abb. 2. Beispiel für die graphische Trennung der Gesamtsterblichkeit (Z) in die naturbedingte (M) und fischereibedingte (F) Sterblichkeit (nach Widrig, 1954).

Die Hauptschwierigkeit bei diesem Verfahren liegt in der exakten Bestimmung des Fischereiaufwandes und seiner Wirksamkeit c . Die Fangkraft der Fahrzeuge steigt fortwährend, hauptsächlich durch technische Verbesserungen, und damit ändert sich c . Für die Berechnungen ist eine Standardisierung des Fischereiaufwandes daher erforderlich. Hierbei muß einerseits die Fortentwicklung der Fangtechnik innerhalb der einzelnen Fischereizweige berücksichtigt werden, andererseits aber auch die unterschiedliche Fangkraft der einzelnen Fahrzeugtypen, Be-

fischungsarten und Fangflotten verschiedener Nationalitäten, die ein und denselben Bestand befischen. Über die Berechnung des Fischereiaufwandes liegen aus jüngster Zeit eine Fülle von Arbeiten vor, in denen oft auch versucht wird, Unterschiede in der räumlichen Verteilung der Fische und der Befischung (Stratifikation) zu berücksichtigen (vgl. u. a. Gulland 1956 a, Keir 1957 und Tanaka 1957 b). Lundbeck (1959, 1960 b) veröffentlichte Standardwerte für den Fischereiaufwand in der deutschen Schleppnetzfisherei.

Eine gewisse Kontrolle der durch Bestandsanalysen gewonnenen Werte ist durch eine Reihe anderer Verfahren möglich. Vor allem ist die Markierung von Fischen zu nennen. Aus der Wiederfangrate läßt sich die fischereibedingte Zehrung berechnen, sofern wir annehmen können, daß die markierten Fische in ihrer räumlichen Verbreitung und ihrer Sterblichkeit den Gegebenheiten im Gesamtbestand entsprechen, und daß die Marken aller wiedergefangenen markierten Fische gefunden und abgeliefert werden. Ein Beispiel für derartige Berechnungen und der ihnen entgegenstehenden Schwierigkeiten hat das internationale Markierungsexperiment des ICES geliefert, das 1957 und 1958 auf den Jungheringsgründen in der östlichen Nordsee durchgeführt wurde (Aasen et al., 1960).

Auf den ersten Blick erscheint es einfach, die fischereibedingte Sterblichkeit aus dem Verhältnis zwischen der absoluten Größe des Fischbestandes und der Menge der gefangenen Fische zu berechnen¹¹⁾. Aber selbst die grobe Abschätzung der absoluten Bestandsgröße ist äußerst schwierig und erfordert einen sehr hohen Arbeitsaufwand, wenn man die wahre Bestandsdichte in allen Teilen des Verbreitungsgebietes erfassen will. Man bedient sich zur Abschätzung der Bestandsgröße daher indirekter Methoden, etwa der Markierung einer größeren Anzahl von Fischen, oder des Rückschlusses von der Anzahl der abgelegten, pelagischen Eier und der Fruchtbarkeit der Weibchen auf den Laichbestand (z. B. Hensen u. Apstein, 1897; Cushing, 1957; Simpson, 1959). Bei einem älteren Verfahren wird die pro Jahr von den Schleppnetzen der kommerziellen Fischerei bestrichene Fläche a mit der des gesamten Verbreitungsgebietes A des Bestandes verglichen und mit dem Fangkoeffizienten p des Netzes (Anteil der gefangenen Fische von den auf der abgefischten Fläche insgesamt lebenden) multipliziert. Dann ist

$$F = \frac{pa}{A}$$

Die Schwierigkeit liegt hier in der Bestimmung des Fangkoeffizienten, um die sich schon Heincke (1913) bemüht hat und in der ungleichmäßigen Verteilung der Fische und der Fangflotte im Verbreitungsgebiet. — Ein besonders gutes Beispiel für die Anwendung vieler verschiedener, z. T. voneinander unabhängiger Methoden zur Bestimmung der Bestandsgröße und der fischereibedingten Sterblichkeit bietet der Bericht von Clark und Marr (1955) über den kalifornischen Sardinenbestand.

Bei schwankender fischereilicher Zehrung erfordert das Verfahren von Beverton und Holt langwierige Iterationen. Die errechneten Überlebensraten sind dann recht unsicher. Amerikanische Fischereibiologen verwendeten in diesem Falle erfolgreich die Methode der „virtual population“, die ein dem Fang je Befischungseinheit vergleichbares, aber in mancher Hinsicht überlegenes Relativmaß der Bestandsdichte liefert. Die virtuelle Population (v. P.) ist die Summe aller Fische einer Jahresklasse, die zu dem betreffenden Zeitpunkt im Fischereigebiet leben und im laufenden und den folgenden Jahren der Fischerei zum Opfer fallen. Sie kann also erst am Ende der Lebensspanne der betreffenden Jahresklasse durch Addition der Fangmengen, die sie in den einzelnen Jahren der Fischerei geliefert hat, bestimmt werden. Die Summe der v. P. aller Jahresklassen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt den Bestand bilden, steht solange zur Größe des Gesamtbestandes in einem festen Zahlenverhältnis, wie Z konstant ist. Schwankungen in der Gesamtsterblichkeit oder in F müssen sich dagegen durch

¹¹⁾ Die in den Fischereistatistiken aufgeführten „Fangmengen“ geben nur ein unvollkommenes Bild vom Umfang der fischereilichen Entnahme aus dem Bestand. Sie sind meist in Wirklichkeit Anlandungsstatistiken und enthalten nicht die Menge der als nicht marktfähig auf See aussortierten Fische. Für die Berechnung des Anteiles verworfener Fische benutzten Hempel und Sahrhage (1959) die Ertragsformel von Beverton und Holt.

Änderungen in der v. P. auswirken, die man zum Fischereiaufwand x in Beziehung setzen kann (Fry 1957, Bishop 1959). Das Verfahren der v. P. wurde von Paloheimo (1958) weiterentwickelt.

2. Nachwuchs, Selektion und Bestandsgröße

Nachwuchsalter: Es ist nicht möglich, die Dynamik eines Fischbestandes, der alle Lebensstadien vom Ei bis zum adulten Fisch umfaßt, einigermaßen übersichtlich mathematisch zu beschreiben. Für die praktischen Bedürfnisse der Fischereiforschung genügt es meist, die Betrachtung auf den befischten Bestand, d. h. auf die älteren Fische zu beschränken. Ausgangspunkt für die weiteren Berechnungen ist daher die Anzahl der Jungfische im Alter t_c (Mindestfangalter) und der entsprechenden Körperlänge l_c (Mindestlänge fangbarer Fische), in dem sie erstmalig von der Fischerei erfaßt werden können. Die folgende Darstellung muß sich auf die Verhältnisse bei der Fischerei mit dem Grundschleppnetz beschränken¹²⁾. Der Eintritt in den befischten Bestand kann auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen: Entweder leben die Fische schon während ihrer ganzen Jugend oder wenigstens seit geraumer Zeit auf den Fangplätzen und wachsen dort zu fangbarer Größe heran; oder aber die Fische wandern nach dem Erreichen der fangbaren Größe von gesonderten Jungfischgründen in das Fischereigebiet ein¹³⁾. Während t_c im zweiten Falle vor allem durch die Wandergewohnheiten der Fische bestimmt wird, die wiederum von Alter, Wachstum, Nahrungsangebot, Bevölkerungsdruck und der hydrographischen Situation geprägt werden, hängt der Eintritt in den befischten Bestand im ersten Falle einerseits von der Wachstumsgeschwindigkeit, andererseits von der Maschenweite im Schleppnetzsteert ab¹⁴⁾.

Für den Biologen ist es von großem Interesse, nicht nur den befischten Bestand zu beschreiben, sondern den Untersuchungszeitraum in die fischereilich noch nicht genutzte Phase jeder Jahresklasse auszudehnen. Beverton und Holt versuchen das für jene Zeitspanne, die im Zeitpunkt t_r (Nachwuchsalter) beginnt, in dem die Jungfische auf den Fangplätzen für engmaschige Forschungsnetze quantitativ erfaßbar werden, und bei t_c endet. Die Anzahl der Jungfische im Alter t_r wird mit R bezeichnet. Solange die jungen Fische so klein sind, daß sie durch die Maschen eines kommerziellen Schleppnetzes wieder entkommen können, vermindert sich ihre Anzahl fast ausschließlich durch die naturbedingte Sterblichkeit, die bei den Jungfischen möglicherweise höher ist, als

¹²⁾ Schwieriger als für die Netzfischerei ist für andersartige Fangmethoden (z. B. Angel-fischerei) der Beginn der fischereilichen Beanspruchung einer Jahresklasse festzulegen, da hier nicht die Körpergröße allein für die Fangbarkeit ausschlaggebend ist, sondern z. B. die Freßgewohnheiten, die sich in der Reaktion auf den Angelköder widerspiegeln. Wird ein Bestand von verschiedenen Fischarten genutzt, so ist t_c nicht einheitlich. Die Mindestlänge fangbarer Fische ist z. B. in der Heringsschleppnetzfischerei geringer als in der auf den gleichen Plätzen ausgeübten Treibnetzfischerei. Bei der Lofot-Fischerei auf den laichreifen Kabeljau werden Handangeln, Langleinen, Kiemennetze und Ringwaden verwendet, denen jeweils ein anderes t_c entspricht. Faßt man den ganzen arktisch-norwegischen Kabeljaubestand als einen „unit stock“ auf, so muß man noch das niedrige t_c berücksichtigen, das der Schleppnetzfischerei auf den Weidegründen und vor den Lofoten zukommt. Im Verlaufe des Lebens wird der Kabeljau für immer mehr Geräte fangbar, und damit nimmt F schrittweise zu. Allerdings sind die allergrößten Fische wieder weniger Gefahren ausgesetzt, denn sie können mit den gebräuchlichen Kiemennetzen nicht mehr gefangen werden.

¹³⁾ Daneben gibt es Sonderfälle, bei denen die Jungfische zwar im Fischereigebiet leben, aber lange Zeit auf Grund ihrer Lebensgewohnheiten für die Fischerei nicht erreichbar sind, etwa weil sie in höheren Wasserschichten leben. Erst wenn sie in den Fangbereich der Netze kommen, haben sie das Alter t_c erreicht.

¹⁴⁾ Bei Verwendung großer Maschenweiten geht der zweite Fall in den ersten über. Denn dann erscheinen die Tiere von den Jungfischgründen im Fischereigebiet, bevor sie die von den Netzmaschen bestimmte fangbare Größe erreicht haben. Beverton und Holt (1957, p. 79 f.) haben sich eingehend mit der Überlappung von Zuwanderung und Netzselektion befaßt und Wege zu ihrer mathematischen Berücksichtigung gewiesen.

bei Fischen fangbarer Größe. Erst wenn die Fische von den Netzmaschen zurückgehalten werden, d. h. fangbare Größe erreicht haben, setzt zusätzlich zur naturbedingten die fischereibedingte Sterblichkeit ein. Den Biologen, der die Ursachen der Schwankungen in der Nachwuchsziffer (Fluktuationen) zu erforschen sucht, müssen darüber hinaus die Sterblichkeitsraten bei den früheren Jugendstadien der Fische bis hin zu den Larven und Eiern interessieren¹⁵⁾. Die Abnahme der Individuenzahl mit zunehmendem Alter wird schematisch durch Abb. 3 veranschaulicht.

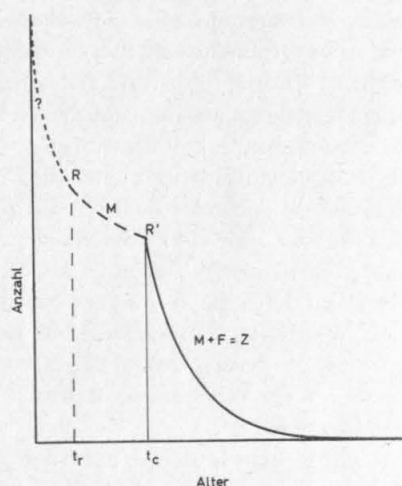


Abb. 3. Schematische Darstellung für die Abnahme der Individuenzahl eines Jahrgangs durch die natürliche und fischereibedingte Sterblichkeit. $M = 0,11$ (entspricht einer natürlichen Sterblichkeitsrate von 10 %). $Z = 0,92$ (entspricht einer Gesamtsterblichkeitsrate von 60 %).

Selektion: Wenn die Fische bereits vor Erreichen fangbarer Größe im Fangbereich leben, entspricht l_c derjenigen Länge der Fische, bei der 50 % der gefangenen Tiere im Netzsteert zurückgehalten werden und 50 % entkommen (50 %-Scheidewert, Ausleselänge). Zwar wird die Netzselektion stärker durch den Querschnitt als durch die Länge der Fische bestimmt, bei der engen Beziehung zwischen Körperlänge und -querschnitt innerhalb der einzelnen Fischarten stellt aber die mittlere Körperlänge eine brauchbare Bezugsgröße dar¹⁶⁾. Zwischen dem 50 %-Scheidewert und der verwen-

¹⁵⁾ Untersuchungen dieser Art erfordern ein umfangreiches Programm zur wiederholten Erfassung der Häufigkeit und Verbreitung der Brut. Die genauesten Methoden hierzu verdanken wir Buchanan-Wollaston, über die Bückmann (1929) eine Übersicht gab. Schätzungen über die Nachwuchsproduktion einzelner Fischbestände veröffentlichten neuerdings u. a. Farris (1960), Parrish et al. (1959), Saville (1959), Simpson (1959) und Wiborg (1957). Das weitere Schicksal der Brut während der ersten Lebensmonate zu verfolgen, ist außerordentlich schwierig. Überlegungen über die Sterblichkeit während dieser Phase stellten u. a. Marr (1956) und im Widerspruch zu ihm Wiborg (1957) an.

¹⁶⁾ Neben der Maschenweite und dem größten Querschnitt (girth-length) des Fisches spielen sowohl das Verhalten der Fische vor und im Netz, als auch die allgemeinen Fangeigenschaften des Netzes in Abhängigkeit von der Schleppgeschwindigkeit eine nicht zu unterschätzende Rolle. In neuerer Zeit wurde besonders darauf hingewiesen, daß Maschen gleicher Größe aber verschiedener Fertigung (Netzmaterial, Garnstärke, Verknotung) eine unterschiedliche Selektion bewirken. Trotz der umfangreichen Untersuchungen über die Selektivität von Schleppnetzen sind unsere Kenntnisse von l_c bei den einzelnen Fischarten und Netztypen noch unvollständig. Fragen der Selektion wurden während der Tagung von ICNAF/ICES/FAO in Lissabon im Mai 1957 ausführlich diskutiert. Die Veröffentlichung der Beiträge steht noch aus. Über die Ergebnisse von Selektionsversuchen siehe u. a. auch Boerema (1956), Gulland (1956) und Longhurst (1960).

deten Maschenweite besteht eine lineare Beziehung (Abb. 4); die Proportionalitätskonstante wird als Selektionsfaktor bezeichnet:

$$\text{Selektionsfaktor} = \frac{50\% \text{-Scheidewert}}{\text{Maschenweite}}$$

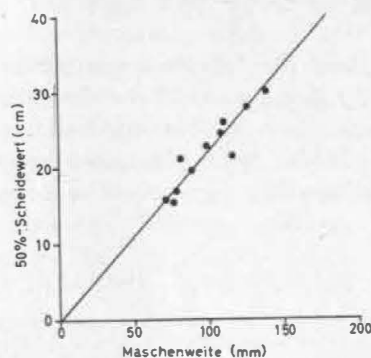


Abb. 4. Beziehung zwischen Maschenweite und 50% — Scheidewert nach Selektionsversuchen an der Scholle der Nordsee. Selektionsfaktor $b = 2,18$ (nach Beverton und Holt, 1957).

Der Selektionsfaktor wird bestimmt, indem unter vergleichbaren Bedingungen mit Netzen verschiedener Maschenweite (meist unter Verwendung von engmaschigen Decksteerten) gefischt wird. Für jede Fischart wird ermittelt, wie groß für jede Zentimetergruppe der Prozentsatz der im Netzsteert zurückgehaltenen Tiere ist. So entsteht die für jede Fischart und Maschenweite typische Selektionskurve (Abb. 5). Aus ihr läßt sich der

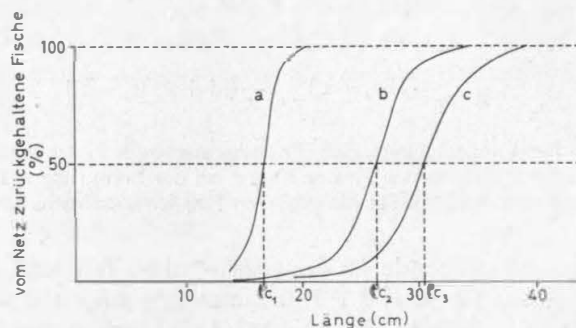


Abb. 5. Selektionskurven für die Scholle der Nordsee.

- a) Selektion bei 72 mm Maschenweite, zugehöriger 50% — Scheidewert $l_{c1} = 15,6$ cm;
 - b) Selektion bei 113 mm Maschenweite, zugehöriger 50% — Scheidewert $l_{c2} = 26,0$ cm;
 - c) Selektion bei 141 mm Maschenweite, zugehöriger 50% — Scheidewert $l_{c3} = 30,5$ cm.
- (Nach Beverton und Holt, 1957.)

50% — Scheidewert ablesen und der Selektionsfaktor berechnen. Für einige wichtige Nutzfischarten sind die Selektionsfaktoren bekannt. Sie sind dem auf S. 77 erwähnten Gutachten des Ad hoc-Committees der Permanent Commission zu entnehmen. Mit Hilfe des Selektionsfaktors läßt sich dann für die einzelnen Fischarten berechnen, welchen Einfluß eine Änderung der Maschenweite auf l_c haben würde. Nicht alle Fische einer Jahresklasse erreichen gleichzeitig ihre fangbare Größe. So stellt auch t_c einen Mittelwert mit einer von den Wachstumsunterschieden bestimmten, mehr oder weniger großen

Streuung dar. Ist die Wachstumskurve für die betreffende Fischart bekannt, lassen sich l_c und t_c leicht voneinander ableiten¹⁷⁾.

Jahrgangsstärke: Die Anzahl der Fische einer Jahresklasse im Alter X beträgt in Erweiterung der Formel (3), wenn man $N_0 = R'$ (d. i. die Anzahl der Fische im Alter t_c) und $Z = M + F$ setzt:

$$t_x = R' \cdot e^{-(M+F)(t_x - t_c)} \quad (4)$$

Der Ausdruck $t_x - t_c$ gibt dabei die Zeitspanne vom Eintreten der Jungfische in den befischten Bestand bis zu der Zeit, wo die Fische das Alter t_x erreicht haben, an. In dieser Zeit wird der Nachwuchs durch die Sterblichkeit M und F reduziert.

Sind sowohl R' und t_c als auch N_{t_x} in absoluter oder relativer Größe bekannt, so kann der exponentielle Koeffizient der Gesamtverluste Z durch Umstellen der Formel (4) errechnet werden:

$$-Z = \log_{\text{nat}} \frac{N_{t_x}}{R'} \cdot (t_x - t_c)^{-1} \quad (6)$$

Absolutwerte für die Nachwuchsziffern und die Anzahl der zur Zeit t_x am Leben gebliebenen Fische des betreffenden Jahrganges sind in den meisten Fällen nicht bekannt. Für die Berechnung der Gesamtsterblichkeit reichen aber **Relativwerte** aus. Sofern die jährliche Nachwuchsziffer als konstant angenommen wird, genügen Angaben über die Häufigkeit der Fische des betreffenden Jahrganges im Einheitsfang. Relativdaten über die Nachwuchserzeugung, wie sie für die Ausschaltung der Fluktuationen erforderlich sind, erhält man aus jährlich wiederholten Untersuchungen.

Bezieht man in der oben geschilderten Weise die fischereilich noch nicht genutzte Lebensphase von t_r bis t_c in die Berechnungen mit ein, so läßt sich die Anzahl der bis t_c überlebenden Jungfische analog zu (4) beschreiben durch

$$N_{t_c} = R \cdot e^{-M(t_c - t_r)} \quad (7)$$

N_{t_c} ist identisch mit R' ; daher kann die Formel (7) in Formel (4) eingesetzt werden:

$$N_{t_x} = R \cdot e^{-M(t_c - t_r)} \cdot e^{-(M+F)(t_x - t_c)} \quad (8)$$

Dabei wird vereinfachend angenommen, daß die in kommerzielle Netze geratenen, aber durch die Netzmaschinen wieder entkommenen kleinen Fische bei der Berührung mit dem Netz keinen Schaden erleiden; eine Annahme, die für die größeren Jungfische wahrscheinlich nicht mehr voll zutrifft.

Die Größe N_{t_x} wird meist nicht für den gegenwärtigen Zeitpunkt, sondern als **Vorhersage** berechnet, indem für M und F Erfahrungswerte eingesetzt werden, oder die Wirkung unterschiedlicher Befischungsintensität bei als konstant angenommener natürlicher Sterblichkeit abgeschätzt wird. Neben F unterliegt t_c dem direkten Einfluß des Menschen, da das Mindestfangalter von der Maschenweite bestimmt wird. Auch die Bedeutung von t_c für die spätere Individuenzahl einer befischten Jahresklasse kann mit Hilfe der Formel (4) bestimmt werden. Je später t_c liegt, um so kürzer ist die befischte Lebensphase und desto höher ist die Anzahl der Überlebenden in den späteren Altersgruppen.

$$^{17)} t_c = -\frac{1}{K} \log_{\text{nat}} \left(1 - \frac{l_c}{L_\infty}\right) + t_0 \quad (5)$$

wobei

K = Abbaukonstante

L_∞ = mittlere Endlänge der Fische

t_0 = Alter der Fische bei der Länge 0

(vgl. hierzu S. 71).

Bestandsstärke: Unter gewissen Voraussetzungen liefert der Fang je Befischungseinheit ein Relativmaß für die Bestandsstärke. Aus Änderungen in diesem Relativmaß kann man jedoch noch keine konkreten Schlüsse beispielsweise auf den Einfluß der Fischerei ziehen. Fluktuationen in der Nachwuchsziffer und Änderungen in der Verbreitung des Bestandes wirken auf den Fang je Befischungseinheit ein. In den meisten Fällen sollte man daher bei Vorhersagen vom Altersaufbau des Bestandes ausgehen, d. h. von der Häufigkeit der Vertreter der einzelnen Jahresklassen in den Einheitsfängen aufeinanderfolgender Jahre. Gäbe es keine Fluktuationen, so sähe der Altersaufbau eines Fischbestandes aus wie die in Abb. 3 wiedergegebene Abnahme der Individuenzahl einer Jahresklasse. Bei konstanter Nachwuchsziffer wäre die Volksstärke des Bestandes der Summe der in aufeinanderfolgenden Jahren überlebenden Fische einer einzelnen Jahresklasse gleich. Bei schwachen, kurzfristigen Fluktuationen berechnet man die mittlere Bestandsstärke, indem man einige Jahrgänge zahlenmäßig verfolgt, während sie den befischten Bestand durchlaufen. Der Mittelwert der für die einzelnen Jahrgänge berechneten Summen gibt ein Maß für die mittlere Bestandsgröße.

Liegen keine jährlichen Bestandsanalysen für den gesamten Altersaufbau vor, wohl aber Schätzwerte für $M + F$ und Relativwerte für die Stärke der einzelnen Nachwuchsjahrgänge, so kann man für einen beliebigen Zeitpunkt die relative Größe des befischten Bestandes (P'_N) nach (9) vorhersagen. Man muß dabei für jede Jahresklasse die Zahl der Überlebenden zu dem betreffenden Zeitpunkt nach (4) berechnen und anschließend die Werte aller Jahresklassen, die dann den befischten Bestand bilden werden, addieren:

$$P'_N = \sum_{x=t_e}^{x=t_\infty} N_{t_x} \quad (9)$$

Naturgemäß sind solche Vorhersagen nur kurzfristig möglich, da man die Rekrutierung aller Jahrgänge abwarten muß, die zum betreffenden Zeitpunkt den Bestand aufbauen werden. Dieser Schwierigkeit versucht man mit Formel (19) auszuweichen, die von einer mittleren Rekrutierung R' ausgeht. Sie wird damit aber den natürlichen Gegebenheiten nur selten gerecht.

3. Wachstum und Gewichtsertrag

Die Anzahl der in jedem Augenblick bei einer bestimmten Befischungsintensität aus dem Bestand N' gefangenen Fische ist:

$$\frac{dY_N}{dt} = F \cdot N_t \quad (10)$$

wobei Y_N der Stückertrag ist.

Vom praktischen Standpunkt interessiert weniger der Stückertrag eines Bestandes als vielmehr sein Gewichtsertrag Y_w , der sich aus jenem und dem mittleren Gewicht der Fische w_t ergibt:

$$\frac{dY_w}{dt} = F \cdot N_t \cdot w_t \quad (11)$$

Der Gewichtsertrag kann auf zwei Wegen berechnet werden:

1. durch Multiplikation der Stückzahl in jeder Altersgruppe mit dem zugehörigen mittleren Stückgewicht. Dafür ist erforderlich, daß man für die einzelnen Altersgruppen die Gewichts- oder Längenzusammensetzung bestimmt. Aus der Gewichtszusammensetzung ergibt sich das mittlere Stückgewicht der einzelnen Altersgruppen unmittelbar, aus der Längenzusammensetzung dagegen indirekt, indem man die für die meisten

Nutzfischarten publizierten mittleren Stückgewichte der verschiedenen Längengruppen benutzt¹⁸⁾.

2. Durch die Verwendung der Wachstumsgleichung nach v. Bertalanffy. Dieser Weg empfiehlt sich, wenn man den Gewichtsertrag eines Bestandes nach der Ertragsgleichung (17) von Beverton und Holt unmittelbar berechnen will, ohne vorher den Stückertrag zu ermitteln.

Den Berechnungen des 2. Weges liegt die Annahme isometrischen Wachstums und gleichbleibendem spezifischen Gewichtes bei den Fischen zugrunde. Unter diesen Voraussetzungen ergibt sich das Individualgewicht (w) aus der Körperlänge (l):

$$w_t = k \cdot l_t^3. \quad (12)$$

k = Längen-Gewichts-Koeffizient.

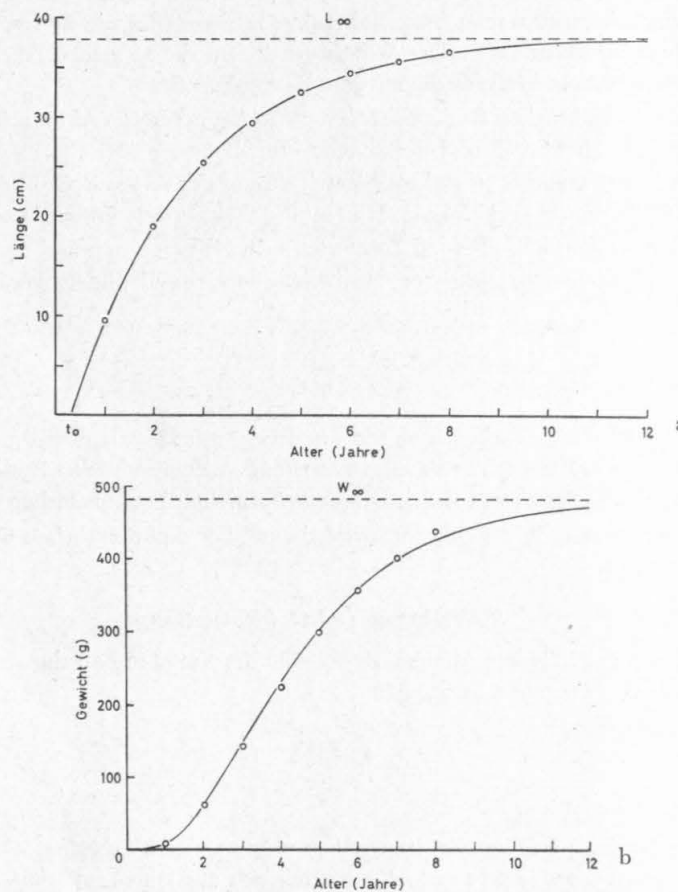


Abb. 6 a u. b. Wachstum der Seezunge in der Nordsee nach Daten von Bückmann (1934).

Kurven berechnet nach der Wachstumsgleichung von v. Bertalanffy. $L_{\infty} = 37,7$ cm,

$W_{\infty} = 482$ g, $K = 0,42$, $t_0 = 0,3$ Jahre.

a) Oben: Längenwachstum. Kreise = empirische Mittelwerte. b) Unten: Gewichtswachstum (aus Beverton und Holt, 1957) Kreise = auf Gewicht umgerechnete empirische Längendaten.

V. Bertalanffy nahm an, daß das Wachstum von zwei antagonistischen Faktorengruppen bestimmt ist, von denen die abbauende proportional zum Gewicht wirkt,

¹⁸⁾ Eine ausführliche Darstellung dieser Umrechnungen ist in Vorbereitung, sie benutzt vor allem die Studien von Lundbeck (1951) über das Längen-Gewichtsverhältnis der Nutzfische.

die aufbauende aber proportional zur Oberfläche¹⁹⁾. Daraus resultiert die Exponentialkurve des Gewichtswachstums (Abb. 6). Es wird hierbei vernachlässigt, daß die Wachstumsgeschwindigkeit im Jahresverlauf schwankt. Die Körperlänge eines Fisches zur Zeit t errechnet sich nach der Formel:

$$l_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)}), \quad (13)$$

wobei K der für die Fische des Bestandes augenblicklich typische Abbaukoeffizient und t_0 das Alter der Fische bei der (theoretischen) Körperlänge 0 ist. Auch L_∞ , die physiologisch bedingte Endlänge der Fische, ist eine durch Beobachtung praktisch nicht verifizierbare Größe. Ihre Berechnung bereitet große Schwierigkeiten; sie wird stattdessen aus Ableitungen der Wachstumskurve graphisch bestimmt.

Analog zu Formel (13) ist das Individualgewicht

$$w_t = W_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})^3. \quad (14)$$

Die Erhebung des Klammerausdrucks in die dritte Potenz folgt aus der kubischen Beziehung zwischen Gewicht und Länge. Wenn die rechte Seite dieser Gleichung ausmultipliziert worden ist, kann man sie zu folgender Summenformel zusammenfassen:

$$w_t = W_\infty \cdot \sum_{n=0} U_n e^{-nK(t-t_0)} \quad (15)$$

Darin ist für

$$\begin{array}{ll} n=0 & U_0 = +1 \\ n=1 & U_1 = -3 \\ n=2 & U_2 = +3 \\ n=3 & U_3 = -1. \end{array}$$

4. Ertrags- und Bestandsgleichungen

In (11) kann t ersetzt werden durch die Werte für den Nachwuchs und dessen Gesamtverluste in der Zeit $t_x - t_0$ (vgl. Formel 4). Für w_t wird der gesamte Gewichtszuwachs in der gleichen Zeitspanne nach (15) verwendet. Es ergibt sich

¹⁹⁾ An der Wachstumsgleichung von v. Bertalanffy ist verbreitet Kritik geübt worden, die sich sowohl gegen die allgemeine Anwendung der Formel wie auch gegen die biologische Ausdeutung der in ihr enthaltenen Konstanten richtet. Zweifellos ist das Wachstum der Fische in verschiedenen Lebensphasen so unterschiedlich, daß es nicht vom Larvenstadium bis zum adulten Fisch mit einer Konstanten (L_∞) und einem für alle Stadien gleichbleibenden Exponentialkoeffizienten (K) beschrieben werden kann. Ob bei allen wirtschaftlich wichtigen Fischarten trotz der großen Unterschiede in ihrem Formwachstum (vgl. Aal : Scholle) die Wachstumskurve wenigstens nach der Metamorphose durch die v. Bertalanffy-Gleichung befriedigend beschrieben werden kann, bleibt zu prüfen. Immerhin zeigten Beverton und Holt, daß bei Scholle, Seesunge und Schellfisch die Beobachtungen, abgesehen von denen an den niedrigsten und höchsten Altersgruppen, recht gut mit der Gleichung von v. Bertalanffy übereinstimmen. Nach älteren Vorbildern betrachten Parker und Larkin (1959) das Wachstum als eine Funktion der bereits erreichten Körpergröße und nicht als eine Funktion des Alters. Für jede Lebensphase und für jede ökologisch einheitliche Gruppe eines Bestandes ist der Zuwachs einzeln zu berechnen. Entsprechend detailliert gehen Parker und Larkin bei der Berechnung der Mortalität vor. Erst die Summe der Differenzen Zuwachs—Sterblichkeit in den einzelnen Gruppen ergibt die Produktivität des Gesamtbestandes. Dies Verfahren, das zweifellos seine biologische Berechtigung hat, stößt in der marinen Fischereibiologie meist auf große Schwierigkeiten. Im Gegensatz zu v. Bertalanffy betrachtet Janoschek (1957) das Wachstum nicht als ein Wechselspiel auf- und abbauender Kräfte, sondern versucht, das Wachstum als einen Aufbauvorgang zu beschreiben, in dem die Zahl der vermehrungsfähigen Elemente mit der Zeit immer kleiner wird.

$$\frac{dY_W}{dt} = F \cdot R' \cdot e^{-(M+F)(t_x - t_c)} \cdot W_\infty \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t-t_0)}}{M+F+nK} \quad (16).$$

Nach Umstellung von t und Integrieren über die Zeitspanne der befischbaren Phase $t_\infty - t_c$ vom Erreichen der fangbaren Größe bis zum physiologischen Endalter erhält man die Ertragsgleichung:

$$Y_W = F \cdot R' \cdot W_\infty \cdot \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{M+F+nK} (1 - e^{-(M+F+nK)(t_\infty - t_c)}). \quad (17)$$

Y_W ist der Gewichtsertrag, den eine Jahresklasse während ihrer gesamten befischbaren Lebensspanne $t_\infty - t_c$ liefert. Wenn wir die Fluktuationen vernachlässigen, gibt Y_W auch den Jahresertrag des untersuchten Bestandes wieder. Bei Annahme eines Mittelwertes \bar{R}' , um den die jährliche Wachstumsziffer schwankt, läßt sich nach (17) ein mittlerer Jahresertrag Y_W errechnen. Für viele populationsdynamische Berechnungen wird (17) umgeformt, indem beide Seiten durch R' bzw. \bar{R}' dividiert werden. Es entsteht das Relationsmaß von Gewichtsertrag je Nachwuchseinheit $\left(\frac{Y_W}{R'}\right)$. Dabei wird also offengelassen, ob Schwankungen oder gerichtete Änderungen der Nachwuchsmenge vorkommen. Wenn man die Bedeutung der einzelnen Parameter für den künftigen Ertrag der Fischerei untersuchen will, genügt es meist, mit diesem Relationsmaß zu operieren.

Für die Berechnung anderer Bestandsgrößen wurde eine Reihe von Formeln entwickelt, die in enger Beziehung zur Ertragsformel (17) stehen. So ist der Stückertrag einer Jahresklasse (oder der Jahresertrag eines Bestandes, s. o.) zu berechnen nach:

$$Y_N = \frac{F \cdot R'}{M+F} (1 - e^{-(M+F)(t_\infty - t_c)}). \quad (18).$$

Das Jahresmittel der Biomasse des genutzten Bestandes, ausgedrückt in Stückzahl P'_N und in Gewichtseinheiten P'_W ergibt sich sinngemäß durch Wegkürzen des Koeffizienten F als:

$$P'_N = \frac{R'}{M+F} (1 - e^{-(M+F)(t_\infty - t_c)}) \quad (19) \text{ und}$$

$$P'_W = R' \cdot W_\infty \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{M+F+nK} (1 - e^{-(M+F+nK)(t_\infty - t_c)}). \quad (20)$$

Der Zeitpunkt, zu dem die Jungfische fangbare Größen erreichen, wird von der Maschenweite der Netze bestimmt. Für Vorhersagen über den Einfluß von Änderungen der Maschenweite auf den Fischereiertrag ist es erforderlich, auch die bei der bis dahin benutzten Maschenweite noch nicht fangbaren Jungfische in die Berechnungen einzubeziehen. Dazu geht man von der in (6) wiedergegebenen Beziehung

$$R' = R \cdot e^{-M(t_c - t_r)}$$

aus und setzt diese in (17) bis (20) ein:

$$Y_W = F \cdot R \cdot e^{-M(t_c - t_r)} \cdot W_\infty \cdot \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{M+F+nK} (1 - e^{-(M+F+nK)(t_\infty - t_c)}), \quad (17a)$$

$$Y_N = \frac{F \cdot R \cdot e^{-M(t_c - t_r)}}{M + F} (1 - e^{-(M + F)(t_\infty - t_c)}), \quad (18a)$$

$$P_N = R \left(\frac{1 - e^{-M(t_c - t_r)}}{M} + \frac{e^{-M(t_c - t_r)} (1 - e^{-(M + F)(t_\infty - t_c)})}{M + F} \right), \quad (19a)$$

$$P_W = R \cdot W_\infty \sum_{n=0}^3 U_n e^{-nK(t_r - t_0)} \left(\frac{1 - e^{-(M + nK)(t_c - t_r)}}{M + nK} + \frac{e^{-(M + nK)(t_c - t_r)} (1 - e^{-(M + F + nK)(t_\infty - t_c)})}{M + F + nK} \right) \quad (20a)$$

Für die praktische Fischerei ist es interessant zu wissen, wie sich die mittlere Größe der Fische im Fang nach einer Regulierung der Fischerei oder einer Verstärkung der Befischung ändern wird. Hier sei nur die Formel für das mittlere Gewicht der Fische im Fang wiedergegeben:

$$W_y = \frac{Y_W}{Y_N} \cdot \frac{(M + F) W_\infty}{1 - e^{-(M + F)(t_\infty - t_c)}} \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{M + F + nK} (1 - e^{-(M + F + nK)(t_\infty - t_c)}). \quad (21)$$

In S. 63 ist der Koeffizient der fischereibedingten Verluste F als der Befischungsintensität proportional beschrieben worden: Setzt man

$$F = c \cdot f$$

in (17) ein, so erhält man den Gewichtsertrag je Einheit der Befischungsintensität, d. h. des Fischereiaufwandes je Gebietseinheit:

$$\frac{Y_W}{f} = c \cdot R \cdot W_\infty \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{M + F + nK} (1 - e^{-(M + F + nK)(t_\infty - t_c)}). \quad (22)$$

Bei gleichbleibender Befischung und Fehlen von Fluktuationen ist Y_W proportional zu P'_w , d. h. der Ertrag je Befischungseinheit wird von der Bestandsdichte bestimmt.

5. Theoretischer Höchstertrag und optimale Befischung

Die Ertragsgleichung (17) enthält die in der Einleitung charakterisierten Faktoren, die die Ertragsfähigkeit (Produktivität) eines Bestandes bestimmen. Es handelt sich um ein System, in dem die Stückzahl kontinuierlich abnimmt, der Bestand aber in regelmäßigen, meist jährlichen, Intervallen durch den Nachwuchs aufgefüllt wird, und die überlebenden Individuen in ihrem Gewicht zunehmen. Das Modell bietet die Möglichkeit zum theoretischen Experimentieren an einem Fischbestand. Dabei kann ein Parameter variiert werden, während die übrigen konstant gehalten werden. Wenn wir annehmen, daß die natürliche Sterblichkeit und auch der Nachwuchs konstante Größen sind, und das Wachstum keine dichteabhängigen Schwankungen zeigt, dann hängt der Jahresertrag nur noch vom Ausmaß der Fischerei ab, sofern wir die Maschenweiten nicht verändern. Bei sehr intensiver Befischung werden die meisten Fische bald nach Erreichen der fangbaren Größe abgefischt. Es resultiert ein dünner Bestand mit niedrigem Durchschnittsalter. Auf der anderen Seite führt eine schwache Befischung zu einem dichten überalterten Bestand, in dem viele Fische „nutzlos“ natürlichen Todes sterben. Neben dem Fischereiaufwand ist die Maschenweite der Netze der zweite Faktor, der vom Men-

schen willkürlich beeinflusst werden kann. Die Verwendung weiter Netzmaschen ergibt verhältnismäßig geringe Stückerträge, wobei das Durchschnittsgewicht der gefangenen Fische hoch ist. Bei gleicher Befischungintensität werden dagegen mit engen Maschen viele kleine Fische gefangen. Aufgabe des Modells ist es, Aufschluß über das jeweils günstigste Verhältnis von Befischung und Maschenweite (in der Ertragsformel in den Ausdrücken F bzw. t_c enthalten) zur Produktivität des Fischbestandes zu finden. Um die optimalen Werte für F und t_c zu ermitteln, werden in die Ertragsgleichung Erfahrungswerte für die übrigen Parameter eingesetzt, und dann die Größen von F und t_c willkürlich verändert. Jedem Wert von F und t_c entspricht ein bestimmter Ertrag und eine bestimmte Größe des Gesamtbestandes. Die resultierenden Beziehungen zwischen F , t_c und Y bzw. P lassen sich am besten graphisch in Form eines Isoplethen-Diagramms wiedergeben, in welchem die Linien gleichen Ertrages gegen F und t_c aufgetragen sind (Abb. 7). Ein solches Diagramm veröffentlichte Beverton (1953) für die Scholle der Nordsee, weitere Beispiele finden sich u. a. bei Beverton und Holt (1957) und Dickie und McCracken (1955).

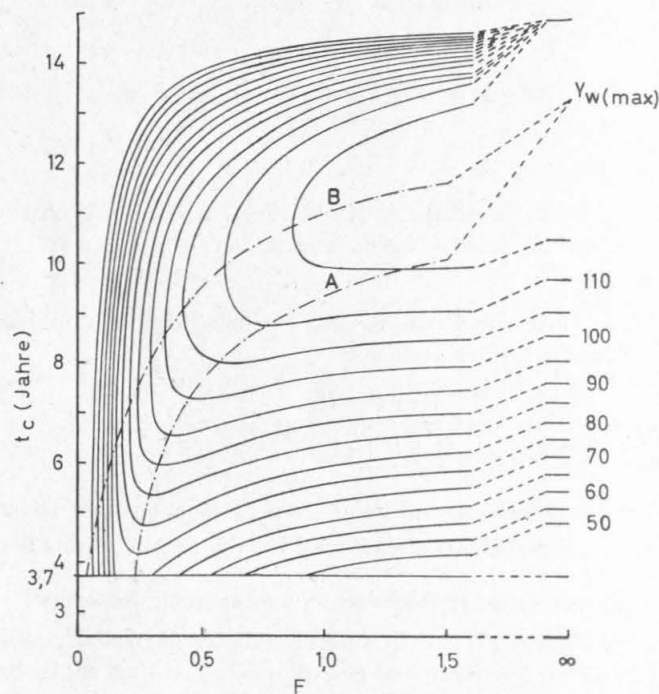


Abb. 7. Isoplethen-Diagramm für den Ertrag der Schollenfischerei in der Nordsee. Das Diagramm zeigt die Linien gleichen Fischereiertrages (in 1000 t) in Abhängigkeit von der fischereibedingten Sterblichkeit (F) und dem Mindestfangalter der Fische (t_c); $t_c = 3,7$ Jahre entspricht 70 mm Maschenweite (nach Beverton, 1953).

In dem Isoplethen-Diagramm zeigt Kurve A, welche Befischungintensität (hier dargestellt als die ihr proportionale fischereibedingte Sterblichkeit) aufgewendet werden muß, um bei einem bestimmten t_c (d. h. im übertragenen Sinne bei einer bestimmten Maschenweite) den jeweils optimalen Ertrag zu erzielen. Umgekehrt zeigt Kurve B, die eumetrische Befischungskurve, welches t_c bei einer bestimmten Befischungintensität durch entsprechende Wahl der Maschenweite angestrebt werden muß, wenn der Fangtertrag optimal sein soll. Aus Abb. 7 ist für die Scholle der Nordsee z. B. abzulesen, daß bei $F = 0,5$ die Fische möglichst ein Alter von etwa 9,6 Jahren erreicht

haben sollten, bevor sie von den Netzmaschen zurückgehalten werden. Bei $F = 1,0$ ist $t_c = 11,0$ Jahre optimal²⁰). Aus dem Verlauf der Kurve B geht für die Schollenfischerei in der Nordsee hervor, daß im Bereich der niedrigen Werte für F eine geringe Steigerung der Befischungsintensität mit einer erheblichen Vergrößerung der Netzmaschen einhergehen sollte. Bei $F > 0,5$ führt dagegen im Bereich der eumetrischen Befischungskurve eine Erhöhung der Maschenweiten nur noch zu einer geringfügigen Steigerung der Erträge.

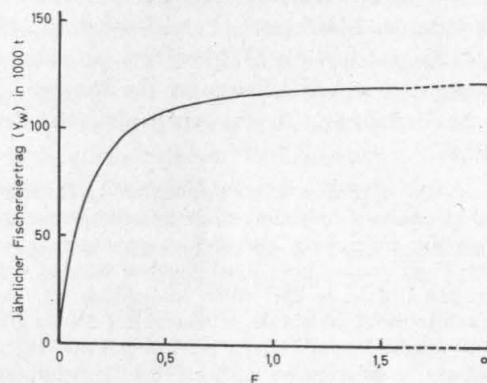


Abb. 8. Eumetrische Ertragskurve für die Scholle der Nordsee (nach Beverton, 1953).

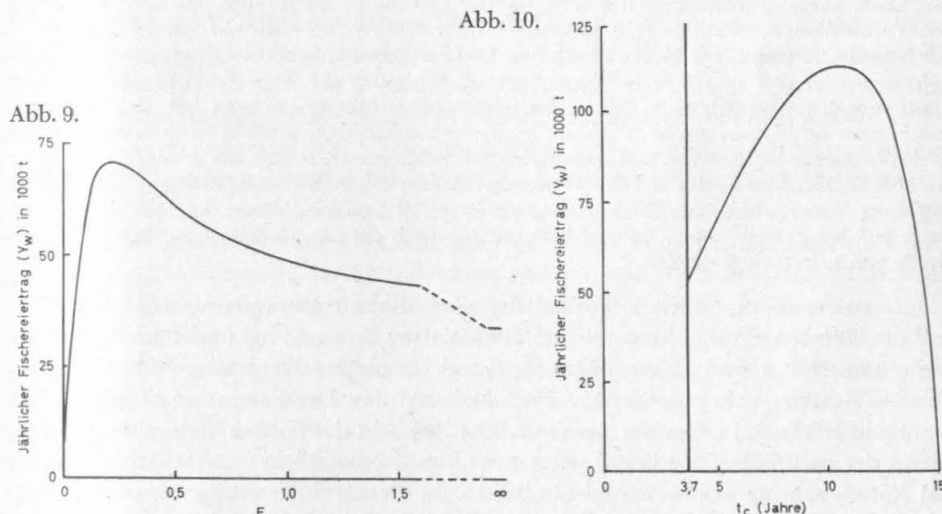


Abb. 9. Aus dem Isoplethen-Diagramm abgeleitete Kurve der Veränderungen des Gewichtsertrages (Y_w) in Abhängigkeit von der fischereibedingten Sterblichkeit (F). t_c konstant bei 3,7 Jahren. Dargestellt am Beispiel der Scholle in der mittleren Nordsee (nach Beverton, 1953).

Abb. 10. Aus dem Isoplethen-Diagramm abgeleitete Kurve der Veränderungen des Gewichtsertrages (Y_w) in Abhängigkeit vom Mindestfangalter (t_c). F konstant bei 0,73. Dargestellt am Beispiel der Scholle in der mittleren Nordsee (nach Beverton, 1953).

²⁰) In diesem Zusammenhang sei ein Hinweis von Beverton und Holt (in Graham 1956) wiederholt: F kann jeden positiven Wert von 0 bis ∞ annehmen. $F = 1$ heißt nicht, daß alle Fische des Bestandes innerhalb der Zeiteinheit (meist 1 Jahr) gefangen werden, sondern daß im Laufe dieser Zeit soviel Fische gefangen werden, wie in jedem Augenblick im Bestand vorhanden sind, wenn der Bestand fortwährend auf dieses Niveau aufgefüllt wird. Wollte man den ganzen Bestand fangen, ohne daß eine Erneuerung erfolgt, so müßte $F = \infty$ sein.

Aus der Befischungskurve läßt sich die *eumetrische Ertragskurve* leicht ableiten, indem statt t_c als Ordinate Y_W oder Y_W/R aufgetragen wird. (Abb. 8). Es wird vorausgesetzt, daß die Maschenweite entsprechend der eumetrischen Befischungskurve jeweils der Befischungsintensität angepaßt ist, so daß überall auf der eumetrischen Ertragskurve das Verhältnis zwischen Befischungsintensität und Maschenweite optimal ist. Im Bereich geringer Befischungsintensität steigt der Fangertrag mit dieser zunächst steil an, später verläuft die Kurve asymptotisch.

Abb. 9 zeigt den jährlichen Fischereiertrag, der bei verschiedenen Befischungsintensitäten und einer konstanten Maschenweite erzielt wird. In Abb. 10 ist dagegen die Befischungsintensität als konstant und die Maschenweite als variabel angenommen. Die wiedergegebenen Ertragskurven stellen Ableitungen der Kurven A und B in Abb. 7 dar. Sie beziehen sich auf die Verhältnisse in der Schollenfischerei der Vorkriegszeit, d. h. $t_c = 3,7$ Jahre und $F = 0,73$.

Um die Fischerei auf ein optimales Mindestfangalter t_c festzulegen, bieten sich zwei Wege an: Das gesetzliche Mindestmaß und die Mindestmaschenweite. Die Bestimmungen über das Mindestmaß verbieten die Anlandung kleiner („untermaßiger“) Nutzfische und fordern, daß diese gleich nach dem Fang wieder über Bord gegeben werden. Da die ins Meer zurückgeworfenen Fische nur selten überleben, hat diese Maßnahme nur einen geringen direkten Schoneffekt. Sie wirkt jedoch indirekt, indem der Fischerei der Anreiz genommen wird, auf den Jungfischgründen und mit engmaschigen Netzen zu fischen. Zweifellos wirksamer und den praktischen Erfordernissen der Fischerei besser angepaßt ist die Regulierung der Maschenweite. Bei jeder Schonmaßnahme ist anfänglich eine Verringerung der Erträge zu erwarten²¹⁾. Der langfristige Vorteil einer Erhöhung der Mindestmaschenweite überwiegt aber die anfänglichen Einbußen. Diese Erkenntnis setzt sich in jüngster Zeit immer mehr durch und wird bereits bei den Verhandlungen über die Internationale Fischereikonvention nicht nur für die Fischerei in der Nordsee, sondern auch in den nördlichen Fischereigeieten in Betracht gezogen. Auf vielen Fahrzeugen werden bereits freiwillig größere als die durch die Konvention vorgeschriebenen Maschenweiten verwendet, da sich in der praktischen Fischerei erwiesen hat, daß mit großmaschigeren Schleppnetzen meist bessere Fänge an marktfähigen Fischen zu erzielen sind. Mit Rücksicht auf die biologischen und wirtschaftlichen Erfordernisse sollten das gesetzliche Mindestmaß für angelandete Fische und die Mindestmaschenweite einander möglichst eng entsprechen. Auf diese Weise würde das Mindestmaß eine zuverlässigere Einhaltung der Mindestmaschenweite auf See gewährleisten. Beide Maße müßten nach der am Modell ermittelten optimalen Größe von t_c festgelegt werden.

Aus dem asymptotischen Verlauf der eumetrischen Ertragskurve (Abb. 8) folgt, daß die höchsten Erträge (theoretischer Höchstertrag $Y_{W(max)}$) bei unendlich großer Befischungsintensität und einem hohen t_c (vergl. Isoplethen-Diagramm Abb. 7) erzielt werden. Bezogen auf den einzelnen Fisch bedeutet das: Der Fang muß gerade in dem Zeitpunkt erfolgen, in dem der noch mögliche Zuwachs des Fisches kleiner wird als das Risiko der natürlichen Mortalität. Eine gewaltige Fischereiflotte müßte dafür dauernd mit Netzen sehr großer Maschenweite fischen. In diesem Falle wäre zwar der Gesamtertrag der Fischerei am größten, der Fang je Befischungseinheit, und damit die Rentabilität der Fischerei, aber minimal.

Auf die Frage nach den Bedingungen, unter denen ein befischter Bestand seinen höchsten Ertrag liefert, geben das Modell von Beverton und Holt und das Sigmoidmodell grundsätzlich verschiedene Antworten. Im Sigmoidmodell, das die Umweltabhängigkeit und die Wechselwirkungen im Bestand weitgehend abstrahiert, liegt ein klares Maximum der Produktivität — der „maximum sustained yield“ — bei einer

²¹⁾ Je nach dem Ausmaß der Schonmaßnahme wird der Fangertrag für einige Monate oder wenige Jahre geringer sein als zuvor, dann steigt er erst schnell, später langsamer an, bis sich das neue, ertragreichere Gleichgewicht zwischen dem Bestand und seiner Befischung eingestellt hat. Nach dem Modell läßt sich der Verlauf der Übergangszeit sowohl für den Fall einer Beschränkung des Fischereiaufwandes als auch für die Heraufsetzung der Maschenweiten recht genau vorhersagen (Beverton und Holt, 1957, p. 396 ff).

mittleren Bestandsdichte. Dies Maximum wäre durch geeignete Regulierung der Befischung zu erreichen. Der „maximum possible yield“ (Beverton und Holt 1957, p. 377) oder „greatest possible yield“ (Beverton und Holt in Graham 1956, p. 415 ff., dort Diskussion ähnlicher Begriffe früherer Autoren) bezeichnet dagegen die Asymptote der eumetrischen Ertragskurve. Er entspricht der größten, nutzbaren Produktivität, zu der der Bestand angeregt werden könnte, wenn sich der Fischereiaufwand bei optimaler Wahl der Maschenweite unendlich steigern ließe. Dieser Ertrag ist also nur vom Bestand, nicht aber von der Fischerei her möglich. Die Bezeichnung „possible“ kann daher zu Mißverständnissen Anlaß geben. Wir wollen deshalb vom theoretischen Höchstertrag sprechen. Ziel der Fischereiregulierung auf Grund des Modells von Beverton und Holt ist die eumetrische Befischung, in der durch gegenseitige Abstimmung von Befischungsintensität und Maschenweite die unter den obwaltenden biologischen und wirtschaftlichen Verhältnissen optimalen Fangerträge erzielt werden. Für diese beste, mit tragbaren wirtschaftlichen Mitteln erreichbare Ertragsleistung eines Bestandes wurde bei den Fischereiverhandlungen leider oftmals der Ausdruck „maximum sustainable yield“ übernommen, der im Deutschen mit „höchstmöglicher Dauerertrag“ wiedergegeben wird. Im Gegensatz zu seinem Gebrauch im Sigmoidmodell handelt es sich nun bei diesem Begriff nicht mehr um eine biologische, allein vom Bestand bestimmte Konstante, sondern um einen wirtschaftlichen und biologischen Optimalwert, der weit unter dem theoretischen Höchstertrag liegen kann.

Die unterschiedlichen Modellvorstellungen haben einen starken Einfluß auf die Fischereiverträge der Alten und Neuen Welt ausgeübt, wie besonders die Konferenz über die Erhaltung der lebenden Schätze des Meeres, Rom 1955, deutlich zeigte²²⁾. Selbst das Ziel der Schonmaßnahmen war in beiden Gebieten nicht das Gleiche. Die Verträge über die Lachs- und Heilbuttfischerei an der Pazifikküste Nordamerikas fußen theoretisch auf der Summengleichung und dem Sigmoidmodell und zielen auf den „maximum sustained yield“ hin. Dementsprechend wurden einschneidende Maßnahmen zur Einschränkung der Befischungsintensität getroffen. In Europa standen die Fischereibiologen vor erheblich größeren Schwierigkeiten. Bei Lachs und Heilbutt ist die Zweckmäßigkeit von Schonmaßnahmen zur Sicherung der Fortpflanzung und — beim Heilbutt — zur Ausnutzung der Zuwachsleistung offensichtlich. Bei den Nutzfischbeständen der Nordsee machen dagegen hohe Nachkommensziffern, schnelleres Wachsen und Reifen sowie eine höhere natürliche Sterblichkeit, oft verbunden mit starken Schwankungen in Größe und räumlicher Verteilung des Bestandes, Voraussagen über den Effekt von Fangregulierungen unsicher. Hier war es erforderlich, tiefer in die Dynamik der genutzten Bestände einzudringen. Seitdem Beverton (1953) das Prinzip der eumetrischen Befischung am praktischen Beispiel dargestellt und im gleichen Jahr Parrish und Jones (1953) entsprechende Berechnungen für die Schellfischbestände der Färöer und der Nordsee veröffentlicht haben, hat sich die von Bückmann und Graham eingeleitete Abkehr vom Sigmoidmodell in der europäischen Fischereibiologie weitgehend durchgesetzt. An die Stelle des „maximum sustainable yield“ als absoluter Größe tritt der Begriff des „optimum fishing“, bei dem man den biologischen wie den wirtschaftlichen Gegebenheiten Rechnung zu tragen sucht.

Auf der Grundlage der im Isoplethen-Diagramm und seinen Ableitungen wiedergegebenen Beziehungen zwischen Befischungsintensität, Maschenweite und Fischereiertrag fußt das Gutachten, das unter maßgeblicher Beteiligung von Beverton 1955 von einem Ad Hoc Committee der Permanent Commission der Internationalen Fischerei-

²²⁾ Papers presented at the International Technical Conference on the Living Resources of the Sea, Rome, 18th April to 10th May 1955, United Nations, New York, 1956.

konvention von 1946 erstellt und später im Journal du Conseil, Int. Explor. Mer. 23, 1957 veröffentlicht wurde²³⁾. Aufgabe des Gutachtens war es, Wege für eine rationellere Befischung der Nordsee zu weisen. Dem gleichen Problem sind auch die letzten Abschnitte des Buches von Beverton und Holt gewidmet:

Betrachtet man die Fischerei in der Nordsee, so ergibt sich die Schwierigkeit, daß hier eine größere Anzahl von Nutzfischarten gleichzeitig befischt wird. Zwar überlagern sich die Verbreitungsgebiete der einzelnen Bestände und die Aktionsgebiete der einzelnen Flotten nicht vollständig, es ist aber nicht möglich, jeden Bestand mit der für seine Ertragsfähigkeit optimalen Maschenweite und Intensität zu befischen, ohne zugleich die Ertragsfähigkeit der anderen Bestände zu beeinträchtigen. Die optimale Maschenweite bei der Befischungsintensität der Vorkriegszeit läge für die Scholle bei 200 mm (150 mm), für den Schellfisch bei 110 mm (95 mm). Die Werte in Klammern wurden unter Berücksichtigung der möglichen Abhängigkeit des Wachstums von der Bestandsdichte berechnet. Der Ad-Hoc-Bericht nennt außerdem: Kabeljau ≥ 200 mm, Seezunge und Wittling 85—100 mm. Gegenüber der Zeit von 1930—1938, aus der die meisten Unterlagen für die Berechnungen von Beverton und Holt stammen, hat sich die Gesamt-Befischungsintensität in der Nordsee nicht wesentlich geändert, hinsichtlich einiger Arten (besonders Scholle) ist sie wahrscheinlich etwas geringer geworden. Für die wichtigsten Nutzfischarten ergäbe sich damit auch heute eine Steigerung der Erträge, wenn die Maschenweite von 75 mm auf mindestens 85 mm heraufgesetzt würde. Um einen genaueren Überblick über die eumetrische Befischung der Nordsee zu erhalten, berechneten Beverton und Holt (1957, p. 421 ff.) eine kombinierte eumetrische Ertragskurve, in der Scholle, Schellfisch und Kabeljau gemäß der Dynamik ihrer Bestände zusammengefaßt wurden. Dann rechneten sie die Fangerträge in Geldwert-Einheiten um und entwickelten so die eumetrische Wertkurve für die gemeinsame Befischung dieser Arten in der Nordsee. Es ergab sich, daß annähernd der höchste Geldertrag von diesen drei Arten bei einer auf die Hälfte herabgesetzten Befischungsintensität und 110 mm oder etwas weniger Maschenweite erzielt werden könnte. Würde die jetzige Befischungsintensität beibehalten, so müßten die Maschen auf > 120 mm erweitert werden. Damit wäre aber die Wittlings- und Seezungenfischerei zu sehr benachteiligt. Berücksichtigt man alle Nutzfischarten der Nordsee, so wäre wahrscheinlich eine Maschenweite von 80—90 mm und eine Befischungsintensität von ca. 50 % des Vorkriegsstandes am günstigsten, sie ergäbe voraussichtlich eine Wertsteigerung von etwa 20—50 %. Das würde eine Verdreifachung des Wertes je Befischungseinheit bedeuten, womit die Rentabilität der Fischerei zweifellos sehr verbessert würde.

Bereits in der Einleitung wurde jedoch darauf hingewiesen, daß eine Beschränkung des Fischereiaufwandes auf große Schwierigkeiten stößt. Aus den Berechnungen von Beverton und Holt geht aber klar hervor, daß selbst eine kräftige Regulierung des Mindestfangalters allein nur eine relativ bescheidene Wirkung auf den Gesamtertrag der Nordseefischereien hätte²⁴⁾. Sehr viel stärker wird sich jede kombinierte Regulation von Befischungsintensität und Maschenweite auf die Fangerträge und besonders den Profit auswirken. Bezugnehmend auf die Verhandlungen der internationalen Fischereikonvention von 1946 berechneten Beverton und Holt (1957, p. 431 ff) die Auswirkungen beschränkter und für die ganze Nordsee einheitlich gültiger Schonmaßnah-

²³⁾ Deutsche Übersetzung des Gutachtens erschienen in Mitt. Inst. Seefischerei 9, Hamburg 1956.

²⁴⁾ Beverton und Holt (1957) weisen außerdem darauf hin, daß eine Beschränkung der Schonmaßnahmen auf eine Regulierung der Maschenweiten in ihrem Erfolg zweifelhaft ist: Möglicherweise regen die durch sie bedingten besseren Fangerträge, verbunden mit der höheren Rentabilität die Fischerei zu einer Erhöhung des Fischereiaufwandes und der Befischungsintensität an, wodurch der Vorteil der Schonmaßnahme schnell wieder kompensiert würde.

men. Eine Reduktion der Befischungsintensität auf 85 % des Vorkriegsstandes und/oder die Erweiterung der Netzmaschen auf 80 mm standen dabei zur Debatte. Die Ertragsberechnungen für die Nordseefischereien sind inzwischen zum Vorbild für die Beurteilung geeigneter Schonmaßnahmen an anderen Fischbeständen geworden. Die internationale Zusammenarbeit über die Schonungsbedürftigkeit des arкто-norwegischen Kabeljau ist hierfür das hervorragende Beispiel.

6. Ökonomische Aspekte

Die für die Ertragsfähigkeit der Fischerei optimale Befischungsintensität wird sowohl von den biologischen Faktoren als auch von wirtschaftlichen Kräften bestimmt (s. Einleitung). Beverton und Holt (1957, p. 371 ff.) unterscheiden daher folgerichtig zwischen der eumetrischen Befischung, in der durch geeignete Wahl der Maschenweite bei gegebener Befischungsintensität (oder umgekehrt) die größten Anlandungsmengen erzielt werden und der optimalen Befischung, die den höchsten Erlös liefert. Meist wird der Punkt der optimalen Befischung auf der eumetrischen Befischungskurve liegen, da die Wirtschaft daran interessiert sein muß, die Maschenweite der jeweiligen Befischungsintensität so anzupassen, daß mit ihr der jeweils mögliche Höchstertrag erzielt wird.

Es ist verlockend, das Befischungsmodell über die biologische Seite hinaus auf den wirtschaftlichen Sektor auszudehnen. Dabei muß man aber im Auge behalten, daß dem Wirtschaftsgeschehen ganz andere Gesetzmäßigkeiten zugrunde liegen als der Dynamik eines Fischbestandes. Besonders erschwerend ist, daß die Fischerei kein in sich geschlossenes und gegen Außeneinflüsse abgeschirmtes System ist.

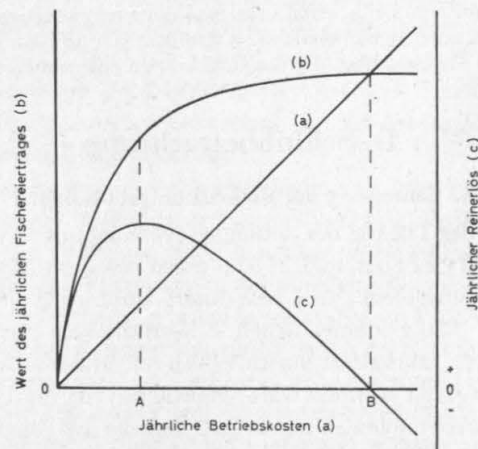


Abb. 11. Hypothetisches Diagramm der Beziehungen zwischen der Höhe der Betriebskosten (a), dem Geldwert des Fischereiertrages (b) und dem Reinerlös (c). Annahme: $c = b - a$.

A: wirtschaftlich optimale Befischung,

B: Reinerlös = 0 bei übersteigter Befischungsintensität.

(Nach Beverton, 1953, erweitert.)

Beverton (1953) hat in Erweiterung des Modells schematisch das Verhältnis zwischen Gewichtsertrag, Betriebskosten und Reinerlös berücksichtigt. Dazu hat er die Werte für Y_W und F aus der eumetrischen Ertragskurve in die entsprechenden ökonomischen Größen, nämlich den Wert des Fischereiertrages und die Höhe der laufenden Unkosten für den Fischereiaufwand umgewandelt.

In Abb. 11 ist der Wert des jährlichen Fischereiertrages, der sich jeweils aus dem Gewichtsertrag und dem Preis der Fische je Gewichtseinheit berechnen läßt, gegen die Höhe der laufenden Unkosten aufgetragen. Diese Darstellung muß als rein hypothetisch betrachtet werden, da bisher kaum Untersuchungen über die Ökonomie der einzelnen Fischereien vorliegen. Aus

den Kurven a und b in Abb. 11 würde sich ergeben: 1. Mit steigendem Fischereiaufwand nehmen die Betriebskosten geradlinig zu (a). 2. Der Gesamtwert der Anlandungen (bestehend aus einer oder mehreren Fischarten) ist der Menge der zum Markt gebrachten Fische linear proportional. Nach Kurve b steigt der Wert der Anlandungen im Bereich geringen Fischereiaufwandes bei verhältnismäßig geringer Erhöhung der Unkosten rasch an; bei starker Befischungsintensität und entsprechend hohen Unkosten bringt eine Steigerung des Aufwandes nur wenig Nutzen. Kurve c gibt den hypothetischen Reinerlös wieder, der die Differenz aus dem jeweiligen Gesamtwert der Fischereierträge und den dafür aufzuwendenden Unkosten ist. Unter den oben gemachten Annahmen erreicht der Reinerlös seinen Maximalwert bei einer bestimmten Befischungsintensität, die als wirtschaftlich optimale Befischungsintensität bezeichnet wird. Eine Steigerung der Befischung über diesen Punkt hinaus führt zum steilen Absinken des Reinerlöses, der schließlich von den laufenden Unkosten völlig aufgezehrt wird.

Eine Kritik an diesen Hypothesen steht dem Biologen nicht zu; es sei nur auf einige allgemein geläufige Erfahrungen hingewiesen: Der Preis der Fische je Gewichtseinheit sinkt oftmals mit wachsenden Anlandungen; das gilt besonders bei einer „Überschwemmung“ des Marktes. Umgekehrt werden häufig hohe Preise bei geringem Fischangebot erzielt. Noch in anderer Hinsicht kann eine Abhängigkeit des Fischpreises von der Befischungsintensität bestehen: Ein schwach befischter Bestand liefert größere Fische als ein stark befischter. Nur selten ist der Preis je Gewichtseinheit für große und kleine Fische gleich. — Auch das Verhältnis von Fischereiaufwand und Betriebskosten scheint nur in engen Grenzen annähernd linear zu sein. Eine Fülle ökonomischer, sozialer und politischer Faktoren wirken hier zusammen. Genannt sei nur: Lage der Fangplätze zu den Fischereihäfen und den Zentren des Fischverbrauchs, Verhältnis von Angebot und Nachfrage für die betreffende Fischart, soziale Struktur der einzelnen Betriebsarten der Fischerei. Unter Berücksichtigung der älteren Literatur haben Beverton und Holt (1957), S. 376 ff., einige dieser Probleme diskutiert. Sie versuchten, die Beziehungen zwischen Gewichtsertrag, jährlichen Ertragschwankungen, Größenzusammensetzung des Fanges und den Marktpreisen in den Wertkurven zu berücksichtigen. Dabei kamen sie zu dem Ergebnis, daß trotz dieser Beziehungen der Wert dem Fangertrag für weite Strecken der eumetrischen Ertragskurve etwa proportional ist. Allenfalls steigt er ein wenig langsamer als die Ertragskurve. — Weitere Einzelheiten zu den wirtschaftlichen Problemen sind dem oben zitierten Sammelband der FAO über die Wirtschaftlichkeit der Fischerei zu entnehmen.

D. Schlußbetrachtung

1. Sammlung der Beobachtungsunterlagen

Die Entwicklung der Theorie der optimalen Nutzung von Grundfischbeständen hat mit dem Werk von Beverton und Holt einen gewissen Abschluß erfahren. Nunmehr besteht das Hauptproblem darin, brauchbare Unterlagen für die Bestandsberechnungen zu gewinnen. Die mathematischen Untersuchungen zur Populationsdynamik mußten bis vor wenigen Jahren fast ausschließlich auf Material fußen, das zu anderen Zwecken gesammelt worden war. Es wäre wünschenswert, die künftigen biologischen und statistischen Untersuchungen so anzulegen, daß die aus ihnen gewonnenen Daten ohne Schwierigkeiten für die populationsdynamischen Berechnungen verwendet werden können²⁵⁾.

Wir sahen, daß in die Ertragsformel als wichtigste, dem menschlichen Zugriff unterworfenen Variablen das Mindestfangalter und die fischereibedingte Sterblichkeit eingehen. Haben wir einen stationären Bestand vor uns, so läßt sich das gegenwärtige Mindestfangalter durch Selektionsversuche mit den gebräuchlichen Netzen relativ leicht bestimmen. Die Ermittlung der fischereibedingten Sterblichkeit hängt, abgesehen von einigen Sonderfällen (z. B. Kriegsschonzeit), aber von der Kenntnis des Fischereiaufwandes und seiner Wirksamkeit ab. Die gesamte Befischungsintensität, die auf einen Fischbestand einwirkt, abzuschätzen und ihre Veränderungen im Laufe der Zeit zahlenmäßig zu ver-

²⁵⁾ Neuere Hinweise auf eine zweckdienliche Materialsammlung auf See und an den Fischmärkten finden sich bei Gulland (1957), Ricker (1958) und im Band 140, I der Rapp. Proc. Verb., Cons. Internat. Expl. Mer, 1956.

folgen, ist sehr schwierig und erfordert ein sehr gründlich ausgearbeitetes internationales System statistischer Erhebungen. Auf die Notwendigkeit der Standardisierung wurde schon oben hingewiesen. Die räumliche Verteilung der Fischerei (Konzentration der Fangflotten) entspricht nur in groben Zügen der Verteilung der Fische innerhalb des Verbreitungsgebietes der Art und folgt ihren Änderungen nur unvollkommen und zögernd. Der Fischereiaufwand je Gebietseinheit muß daher nach dem Verhältnis zwischen der Verteilung der Fische und derjenigen der Flotten gewogen werden. Daten hierfür liefert eine nach kleinen Planquadraten aufgeschlüsselte Fang- und Aufwandsstatistik und zusätzlich ein dichtes Stationsnetz von Forschungsdampferfängen. Als weitere Methoden, die sich aber nur auf pelagische Arten anwenden lassen, sind neuerdings weiträumige Echolot- und Luftaufnahmen hinzugetreten. Die Brauchbarkeit dieser und anderer Methoden für populationsdynamische Untersuchungen ist noch umstritten²⁹⁾.

Besonders schwierig ist die Erfassung der Dynamik von solchen Beständen, in denen eine räumliche Trennung der einzelnen Altersgruppen vorliegt, und bei denen weite, mitunter unregelmäßige Wanderungen vorkommen. Beverton und Holt (1957) haben sich ausgiebig mit diesen Problemen befaßt. Sie behandeln sowohl die Verlagerungen der Bestände und der Fischerei (p. 135 ff.) als auch die unterschiedliche Wirkung einzelner Fangflotten, die mit verschiedener Intensität und Selektivität den Bestand oder bestimmte Teile desselben befischen (p. 409 ff.). Gerade diese Studien zeigen die Notwendigkeit einer internationalen Aufwands- und Fischereistatistik, für deren Verbesserung in den letzten Jahren viel unternommen wurde. Sie zeigen aber auch, wie vorteilhaft es wäre, Schonmaßnahmen zwar international zu vereinbaren, sie aber für die einzelnen Teile eines Meeres und für die Fangeigenschaften der einzelnen Flotten individuell abzustimmen, um den höchsten Nutzeffekt zu erzielen. Eine solche Abkehr von generellen Schonbestimmungen, die für mehrere Fanggebiete und alle dort arbeitenden Fischereizweige gleich sind, fordert oft vom Einzelnen eine große Bereitschaft, im Interesse des maximalen Gesamtprofits aller beteiligten Fischereien z. T. einschneidende Beschränkungen zu ertragen.

Ein feststehendes Optimum der fischereibedingten Zehrung gibt es nicht. Vielmehr schwankt der theoretische Höchstertag mit den von Jahr zu Jahr variierenden Größen für den Nachwuchs, das Wachstum und die natürliche Sterblichkeit. Infolge dieser Fluktuationen ist eine Bestandsüberwachung erforderlich, die sich über mehrere Jahre erstreckt und keine Unterbrechungen erleiden sollte. Nur so kann man den „mittleren Zustand“ für die Ertragsberechnungen zugrunde legen. Im Hinblick auf großräumige Verschiebungen im Verbreitungsgebiet der Fische, auf Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit und der Fruchtbarkeit sowie auf säkulare Bestandsschwankungen müssen die Bestandsanalysen in größeren Zeitabständen wiederholt werden.

Das bezüglich seiner Zuverlässigkeit und seines Umfanges begrenzte Beobachtungsmaterial und die Gefahr langfristiger Bestandsänderungen erfordern einige Selbstbeschränkung bei Vorhersagen über die künftige Entwicklung der Fangerträge und die Auswirkungen von Schonmaßnahmen. Wie schon vor dem Kriege von Graham und Bückmann betont wurde, wird man als Anfang nur Maßnahmen kleineren Stiles empfehlen können, etwa eine geringe Heraufsetzung der Mindestmaschenweite. Die durch diese Schonmaßnahme anfangs bewirkte kurzfristige Fangeinbuße kann z. T. durch die bessere Fängigkeit der weitmaschigeren Netze kompensiert werden. Rigorosen Eingriffen — auch wenn sie biologisch wohl begründet sind — wird die Fischereipraxis im Hinblick auf die anfänglich verringerten Anlandungen ohnehin nicht zustimmen können. Je näher die Befischung der optimalen Nutzung des Bestandes kommt, desto schwieriger wird es, den Dauereffekt von Änderungen der Befischung vorherzusagen. Die Auswirkungen von Regulierungsmaßnahmen müssen daher in jedem Fall sehr sorgfältig kon-

²⁹⁾ Vgl. Kristjonsson (ed.), *Modern Fishing Gear of the World*, London 1959, p. 474 ff.

trolliert werden. Beverton und Holt (1957, p. 404) schlagen Kontrollen vor, die geeignet erscheinen, den Nutzeffekt von Schonmaßnahmen objektiv zu messen. Auf diese Weise würde die Regulierung zugleich zum wissenschaftlichen Experiment, das Informationen für die weitere Anpassung des Modells an die Dynamik natürlicher Bestände liefert.

2. Wechselwirkungen innerhalb des Bestandes

Unschwer kann man eine ganze Reihe von Einwendungen gegen die im Modell gemachten Annahmen vorbringen. Die Bedeutung solcher Fehler für das Endresultat läßt sich aber am Modell prüfen. Zeigt sich, daß die möglichen Fehler wenig schwerwiegend sind, so hat der Fischereibiologe das Recht, die mit den ursprünglichen Annahmen errechneten Vorhersagen für Gutachten von beschränkter Geltungsdauer zu verwenden, auch wenn die Einsprüche noch nicht durch entsprechende biologische Studien geklärt worden sind.

Beverton und Holt (1957, p. 309—370) haben systematisch den Einfluß aller möglich erscheinenden Fehlerquellen auf die mit den Annahmen der einfachen Form des Modells errechnete Ertragskurve untersucht. Als gewichtig erkannten sie eine Abhängigkeit des Wachstums und der natürlichen Sterblichkeit von der Bestandsdichte. Durch sie würde die eumetrische Ertragskurve zwar in ihrer Form nicht verändert, aber sie läge tiefer, d. h. der einer bestimmten Befischungsintensität entsprechende Höchstertrag würde jeweils schon bei kleinerer Maschenweite erzielt. Besonders große Abweichungen würde eine Dichteabhängigkeit der Zuwachsziffer (+ Wachstum) bewirken oder der Fall, daß die Fischerei nur in einem Teil des Bestandsgebietes stattfinden kann. Daß die Autoren die Dichteabhängigkeit des Wachstums bei ihrer Beurteilung des Nutzeffektes einer Schonung der Nordseebestände berücksichtigen, wurde oben schon erwähnt. Besteht eine solche Dichteabhängigkeit, so würde der Erfolg der genannten beschränkten Schonmaßnahmen um etwa 25 % unter dem bei Annahme konstanter Parameter berechneten liegen. Bei diesen Korrekturen kann es sich nur um Schätzungen handeln, da es noch an vielen biologischen Grundlagen für das Modell und seine Anwendbarkeit auf die einzelnen Fischbestände fehlt.

Die enge Abhängigkeit der Dynamik des Fischbestandes von den Umweltbedingungen rückt die speziellen Fragen fischereilicher Bestandskunde in den Rahmen der allgemeinen Meeresforschung.

Als Beispiel sei die Abhängigkeit des Individualwachstums von der Bestandsdichte bei der Scholle erwähnt. Schon frühzeitig fiel den Beobachtern auf, daß besonders starke Schollenjahrgänge und die Schollen in sehr dichten Beständen schlecht wachsen. In dünneren Beständen ist dagegen das Wachstum nicht mehr von der Bestandsdichte abhängig (Hempel, 1958). Beverton und Holt (1957, p. 293 ff.) haben versucht, die Dichteabhängigkeit des Schollenwachstums auf mehreren Wegen in ihr Modell einzubeziehen. Sie legten dabei die Versuche von Dawes (1930/31) über die Nahrungsausnutzung zugrunde und errechneten daraus das Verhältnis von Erhaltungs- zu Zuwachsnahrung und die Abhängigkeit des Nahrungsbedarfs von der Körpergröße. Ferner nahmen sie an, daß der Bestand an Nährtieren ähnlichen Gesetzen unterliegt wie ein genutzter Fischbestand, und daß damit seine Dynamik als ein zusätzliches Glied in das Modell des Schollenbestandes eingefügt werden könnte. Tatsächlich reichen aber bisher weder die experimentellen Befunde an Schollen noch die Kenntnis über die Produktivität der Bodentiergemeinschaften für weitreichende Schlüsse aus.

Auch die verwickelten und gerade jetzt wieder heftig umstrittenen Beziehungen zwischen Größe und Altersaufbau des Laichbestandes, Brutproduktion, Überlebensrate und Nachwuchsziffer sind ein gutes Beispiel für die Vielschichtigkeit der Wechselbeziehungen zwischen den Parametern. Die Abhängigkeit des Eintritts der Geschlechtsreife von Wachstum, Nahrungsangebot und Wanderverhalten (als neueste Zusammenstellung s. Woodhead, 1960) gehört ebenfalls in diesen Problemkreis, der im Modell berücksichtigt werden muß. Ist in einem Fischbestand die Nachwuchsziffer von Anzahl und Alter der Elterntiere abhängig, so ist dieser Bestand viel empfindlicher gegen eine scharfe Befischung als andere Bestände, bei denen im gegenwärtigen Zustand keine derartige Beziehung besteht.

3. Wechselwirkungen zwischen den Beständen

Die Wechselwirkungen zwischen zwei (oder mehreren) Fischbeständen, die in einem Gebiet zusammen leben, werden schon recht lange diskutiert. Insbesondere die Beziehungen zwischen Räuber- und Beutearten sind von Volterra (1928) zum Ausgangspunkt umfangreicher theoretischer Erörterungen gewählt worden. In neuerer Zeit wurde an diesen Modellen verbreitet Kritik geübt (vgl. Beverton und Holt, 1957, p. 117, 170). Die von Volterra und anderen gemachten Annahmen stellen sehr starke Vereinfachungen dar, die in kaum einer Beziehung zu den natürlichen Beständen stehen. Tatsächlich fehlt es uns bisher auch an Beobachtungen über die Nahrungskonkurrenz und das Räuber-Beute-Verhältnis von Fischbeständen. Eine große, die Übersichtlichkeit erschwerende Rolle wird dabei die Tatsache spielen, daß jede Art über bestimmte „Nischen“ verfügt, zu der die Konkurrenz der anderen keinen Zugang hat (Ludwig, 1950). So dürfte Volterras Modell, in dem zwei konkurrierende Arten nur auf eine bestimmte Nahrungsquelle angewiesen sind, einem in der Natur kaum realisierten Sonderfall entsprechen. Beverton und Holt (1957, p. 164 ff.) unternahmen erstmalig den Versuch, auch die Wechselbeziehung zwischen genutzten Fischbeständen, die sich entweder gegenseitig Konkurrenz machen oder von denen der eine der Räuber des anderen ist, zu formulieren und in das allgemeine Bestandsmodell einzubauen. Das Ziel muß es sein, alle Fischbestände eines Gebietes zusammen mit der sie gemeinsam nutzen den Fischerei als ein großes Reaktionssystem aufzufassen. In diesem System greift die Fischerei in das Gleichgewicht zwischen den Beständen ein: Den räuberischen Arten reduziert sie die Lebensmöglichkeiten, indem sie die Beutefische fängt; in anderen Fällen schützt sie die Friedfische durch den Wegfang von Räubern, oder sie greift einseitig in die Nahrungskonkurrenz ein.

Auch im Hinblick auf die Wechselbeziehungen zwischen den Beständen muß wieder der Einfluß wirtschaftlicher Gegebenheiten erwähnt werden. Die meisten Fischereibetriebe sind nicht ausschließlich auf die Nutzung eines einzigen Fischbestandes ausgerichtet. Fangerfolg und Marktlage führen immer wieder zu Änderungen in der auf die verschiedenen Bestände einwirkenden Befischungsintensität. So kommt es zeitweilig zu ungewöhnlich starker Beanspruchung oder Schonung einzelner Bestände. Diese Verhältnisse modellartig zu erfassen, ist wahrscheinlich kaum möglich, da hier biologische und wirtschaftliche Faktoren sehr eng miteinander verknüpft sind.

4. Vergleichende Bestandskunde

Abschließend sei auf ein neues, biologisch wie fischereilich interessantes Anwendungsgebiet populationsdynamischer Berechnungen hingewiesen: Nach den günstigen Erfahrungen, die Beverton und Holt und nach ihnen mehrere andere Autoren bei der Anwendung des Modells zur Beschreibung der Dynamik genutzter Bestände gesammelt haben, sind jetzt — vor allem seitens der FAO — Bestrebungen zur Begründung einer vergleichenden Bestandsbiologie im Gange. Ausgangspunkt hierfür ist die Bestimmung der „vital statistics“²⁷⁾ für möglichst viele Bestände. Vergleichend sollen dann bestimmte Bestandstypen herausgestellt werden und deren Zuordnung zu bestimmten Klimazonen, Lebensbedingungen und Lebensgemeinschaften studiert werden. Derartige Untersuchungen, die neben den von Beverton und Holt entwickelten Verfahren auch eine Reihe anderer Methoden verwenden, kommt ein großes biologisches Interesse zu, wie überhaupt die Bedeutung der fischereibiologi-

²⁷⁾ Als „vital statistics“ sind diejenigen Größen aufzufassen, die für die Beschreibung der Bestandsdynamik erforderlich sind, und die durch fischereibiologische Untersuchungen zu ermitteln sind, z. B. Z , L_{∞} , K , t_r , t_c . Im weiteren Sinne gehören auch biologische Angaben über Eiproduktion, Eintritt der Geschlechtsreife, Verbreitungsgebiet und Grad der Vermischung mit den Nachbarbeständen dazu.

schen Studien zur Populationsdynamik für die allgemeine Ökologie nicht unterschätzt werden sollte²⁸⁾). Abgesehen davon werden die in Angriff genommenen Untersuchungen auch wertvolle Hinweise auf die Ertragsfähigkeit und optimale Befischung derjenigen Meeresgebiete liefern, die bisher fischereilich wenig genutzt worden sind.

E. Zusammenfassung

Die Bedeutung mathematischer Modelle für die Theorie der Befischung mariner Fischbestände wird diskutiert und dabei die historische Entwicklung von den Anfängen populationsdynamischer Berechnungen bis zum Modell von *Beverton* und *Holt* skizziert.

Der zweite Teil der Arbeit bietet einen Überblick über den Aufbau dieses Modells. Dabei wird auf eine spezielle Darstellung der Berechnungsverfahren verzichtet.

In einer kritischen Schlußbetrachtung werden die Möglichkeiten und Grenzen in der Verwendung populationsdynamischer Modelle besprochen.

F. Summary

On concepts of models for the dynamics in demersal fish stocks

The significance of mathematical models for the theory of fishing in marine fish stocks is discussed giving an outline on the historical development up to the model evolved by *Beverton* and *Holt*.

In the second part of this paper a review is provided on the structure of that model. Thereby a special description of the methods of calculation is resigned.

Possibilities and boundaries in the application of population dynamic models are discussed in a final critical consideration.

G. Schrifttum

- Aasen*, O., *K. P. Andersen*, *J. Gulland*, *P. Popp Madsen* & *D. Sahrhage* (1960): ICES Herring Tagging Experiments in 1957 and 1958. — Ms. Cons. Internat. Expl. Mer., Council Meeting 1960, Herring Cte. Pap. 6.
- Baerends*, G. P. (1950): The Rational Exploitation of the Sea Fisheries with Particular Reference to the Fish Stock of the North Sea. — U. S. Fish Wildl. Serv., Spec. Rep. Fisheries 13, 1—102.
- Baranov*, F. J. (1918): On the Question of the Biological Basis of Fisheries. — (Nauch. issledov. iktiol. Inst. Izvestia) Bull. Bur. Fish., Petrogr. 1 (1), 81—128.
- Bell*, F. H., & *A. T. Pruter* (1958): Climatic Temperature Changes and Commercial Yields of some Marine Fisheries. — J. Fish. Res. Bd. Canada 15, 625—683.
- Beverton*, R. J. H. (1953): Some Observations on the Principles of Fishery Regulation. — Cons. Internat. Expl. Mer., J. Cons. 19 (1), 57—68.
- Beverton*, R. J. H., & *S. J. Holt* (1956): A Review of Methods for Estimating Mortality Rates in Exploited Fish Populations, with Special Reference to Sources of Bias in Catch Sampling. — Cons. Internat. Expl. Mer., Rapp. Proc. Verb. Réun. 140, I (9), 67—83.
- (1957): On the Dynamics of Exploited Fish Populations. — Fishery Invest., Lond. Ser. II, 19, 533 S.

²⁸⁾ Diese Arbeitsrichtung bedeutet eine klare Abkehr von den älteren Vorstellungen, man könne eine einheitliche Theorie der Populationsdynamik entwickeln. In den Anfängen der Biomathematik suchte man nach dem Gesetz, dem die Dynamik aller Organismengemeinschaften letztlich unterworfen sei. *Beverton* und *Holt* (1957, p. 170) bezweifeln, daß es ein solches Gesetz gibt; sie halten es zumindest für verfrüht, eine allgemeine Theorie entwickeln zu wollen. Stattdessen empfehlen sie, die Modelle im Hinblick auf spezielle Populationen aufzustellen und dann die Möglichkeiten für eine schrittweise Verallgemeinerung zu prüfen.

- Bishop, Y. M. M. (1959): Errors in Estimates of Mortality Obtained from Virtual Populations. — J. Fish. Res. Bd. Canada 16, 173—190.
- Boerema, L. K. (1956): Some Experiments on Factors Influencing Mesh Selection in Trawls. — Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons. 21 (2), 175—191.
- Bückmann, A. (1929): Die Methodik fischereibiologischer Untersuchungen an Meeresfischen. — Abderhalden, Handb. d. Biol. Arbeitsmeth. 9 (6, 1), 194 S.
- (1932): Die Frage nach der Zweckmäßigkeit des Schutzes untermaßiger Fische und die Voraussetzungen für ihre Beantwortung. — Cons. Internat. Expl. Mer, Rapp. Proc. Verb. Réunion. 80 (7), 1—16.
- (1934): Untersuchungen über die Naturgeschichte der Seezunge, die Seezungenbevölkerung und den Seezungenfang in der Nordsee. — Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 7 (2), 49—114.
- (1937): Was kann die Seefischereiforschung für die Seefischerei tun? — Die Dt. Fischwirtschaft. 4 (26/27), 367—69 u. 384—85.
- (1938): Über den Höchstertrag der Fischerei und die Gesetze organischen Wachstums. — Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 9 (1), 16—48.
- (1939): Zur Frage der Beziehungen zwischen Befischung und Ertrag. — Cons. Internat. Expl. Mer, Rapp. Proc. Verb. Réunion. 110 (3), 23—30.
- (1952): Vorläufige Mitteilung über Fütterungs- und Wachstumsversuche mit Schollen im Aquarium. — Kurze Mitt. fischereibiolog. Abt. M. P. Inst. Meeresbiol. Wilhelmshaven 1, 8—20.
- Burkenroad, M. D. (1948): Fluctuation in Abundance of Pacific Halibut. — Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 11 (4), 81—129.
- (1951): Some Principles of Marine Fishery Biology. — Publ. Inst. Mar. Sci. 2 (1), 177—212.
- (1953): Theory and Practice of Marine Fishery Management. — Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons. 18 (3), 300—310.
- Clark, F. M. & J. C. Marr (1955): Population Dynamics of the Pacific Sardine. — Progr. Rep. California Oceanic Fish. Invest. 1953—1955.
- Cushing, D. H. (1957): The Number of Pilchards in the Channel. — Fishery Invest., Lond. Ser. II, 21, (5), 1—27.
- Dawes, B. (1930/31): Growth and Maintenance in Plaice I, II, III. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 17, 103—174, 877—947, 949—975.
- Dickie, L. M., & F. D. McCracken (1955): Isopleth Diagrams to predict Equilibrium Yields of a small Flounder Fishery. — J. Fish. Res. Bd. Canada 12, 187—209.
- Elster, H.-J. (1944): Über das Verhältnis von Produktion, Bestand, Befischung und Ertrag sowie über die Möglichkeiten einer Steigerung der Erträge, untersucht am Beispiel der Blaufelchenfischerei des Bodensees. — Z. Fischerei 42 (6), 169—357.
- Farris, D. A. (1960): The Effect of three different Types of Growth Curves on Estimates of Larval Fish Survival. — Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons. 25 (3), 294—306.
- Fry, F. E. J. (1957): Assessment of Mortalities by Use of the Virtual Population. — Ms., Paper P. 15, Meeting ICNAF/ICES/FAO in Lissabon, Mai 1957.
- Gerhardsen, G. M. (1952): Production Economics in Fisheries. — Rev. de Economia 5 (1).
- Graham, M. (1935): Modern Theory of Exploiting a Fishery, and Application to North Sea Trawling. — Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons. 10 (3), 264—274.
- (1939): The Sigmoid Curve and the Overfishing Problem. — Cons. Internat. Expl. Mer, Rapp. Proc. Verb. Réunion. 110 (2), 17—20.
- (1952): Overfishing and Optimum Fishing. — Cons. Internat. Expl. Mer, Rapp. Proc. Verb. Réunion. 132 (2), 72—78.
- (1956): (ed.) Sea Fisheries, their Investigation in the United Kingdom. — London, 487 S.
- Gulland, J. A. (1956 a): On the Fishing Effort in English Demersal Fisheries. — Fishery Invest., Lond. Ser. II, 20, (5), 1—41.
- (1956 b): On the Selection of Hake and Whiting by the Mesh of Trawls. — Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons. 21 (3), 296—309.
- (1957): Sampling Problems and Methods in Fisheries Research. — FAO Fish. Bull. 10 (4), 157—181.
- Hart, J. L. (1958): Affect of Quotas on Fishermen. — Western Fisheries 56 (4), 11 ff.
- Heincke, F. (1913): Untersuchungen über die Scholle. — Generalbericht. — Cons. Internat. Expl. Mer, 70 S.
- Hempel, G. (1958): Zur Beziehung zwischen Bestandsdichte und Wachstum in der Schollenbevölkerung der Deutschen Bucht. — Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 15 (2), 132—144.

- Hempel, G., & D. Sahrhage (1959): Zur Berechnung des Anteils nicht angelandeter und untermaßiger Fische im Gesamtfang. — *Arch. Fischereiwiss.* 10 (1/2), 58—67.
- Hensen, V., & C. Apstein (1897): Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischereivereins. Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. — *Wiss. Meeresunters.* N. F. 2 (2), 1—98.
- Herrington, W. C. (1948): Limiting Factors for Fish Populations. — Some Theories and an Example. — *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 11 (4), 229—283.
- Hjort, J., G. Jahn & P. Ottestad (1933): The Optimum Catch. Essays on Population. — *Hvalradets Skr.* 7, 92—127.
- Holt, S. J. (1960): Multilingual Vocabulary and Notation for Fishery Dynamics. — Food and Agriculture Organization of the U. N., Rom, 40 pp.
- Holt, S. J., J. A. Gulland, C. Taylor & S. Kurita (1959): A Standard Terminology and Notation for Fishery Dynamics. — *Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 24 (2), 239—242.
- Janoschek, A. (1957): Das reaktionskinetische Grundgesetz und seine Beziehungen zum Wachstum- und Ertragsgesetz. — *Statist. Vjschr.* 10, 25—37.
- Jensen, A. J. C. (1939): On the Laws of Decrease in Fish Stocks. — *Cons. Internat. Expl. Mer, Rapp. Proc. Verb. Réunion.* 110 (8), 86—96.
- Kändler, R. (1952): 20 Jahre Schollenschonzeit in der Ostsee. — *Fischereiwelt* 4 (3), 33—35.
- Keir, R. S. (1957): A Note on the Standardization of Fishing Efforts. — Ms., Paper E 10, Meeting ICNAF/ICES/FAO in Lissabon, Mai 1957.
- Kesteven, G. L. (1959): Essay Review: Bingham Symposium on Fish Population. — *Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 16 (2), 227—236.
- Longhurst, A. R. (1960): Mesh Selection Factors in the Trawl Fishery off Tropical West Africa. — *Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 25 (3), 318—325.
- Ludwig, W. (1950): Zur Theorie der Konkurrenz. — *Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschr.)*, 516—537, Leipzig.
- Lundbeck, J. (1951): Biologisch-statistische Untersuchungen über die deutsche Hochseefischerei. III. Das Körpergewicht und das Längen-Gewichts-Verhältnis bei den Nutzfischen. — *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F.* 12 (3), 316—427.
- (1952): Zur Frage der Nordsee-Fischerei: Kontingente oder Fangbeschränkungen. — *Fischereiwelt* 4 (2), 3—4.
- (1953): Zur Frage der Nordsee-Fischerei: Durch fünf Jahrzehnte gleichbleibende Fangmengen. — *Die Fischwirtsch. (Fischereiwelt)* 5 (4), 95—97.
- (1954): Gedanken zur Frage der Bildung und Veränderung natürlicher und genutzter Tierbestände, insbesondere vom Standpunkt der praktischen Fischerei. — *Arch. Hydrobiol.* 49 (1/2), 225—257.
- (1958): Der Zusammenbruch der kalifornischen Sardinenfischerei im Lichte moderner populationsdynamischer Untersuchungsmethoden. — *Arch. Fischereiwiss.* 9 (1), 40—45.
- (1959): Biologisch-statistische Untersuchungen über die deutsche Hochseefischerei. IV. Die Entwicklung der Hochseefischerei in fangtechnischer, räumlicher und biologischer Hinsicht, 4. Leistungsfähigkeit und Fangerträge der deutschen Fischdampferflotte 1885—1955. — *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 15 (3), 159—237.
- (1960 a): Aquarienversuche zur Theorie der Befischung (Referat zu Silliman und Gutsell, 1958). — *Arch. Fischereiwiss.* 10 (3), 222—224.
- (1960 b): Mittlere Reiseerträge deutscher Fischdampfer 1887—1955 und Berechnung vergleichbarer Einheitserträge. — *Mitt. Inst. Seefisch. Hamburg* 10.
- Marr, J. C. (1956): The "Critical Period" in the Early Life History of Marine Fishes. — *Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 21, (2), 160—170.
- Paloheimo, J. E. (1958): A Method of Estimating Natural and Fishing Mortalities. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* 15, 749—758.
- Parker, R. R., & P. A. Larkin (1959): A Concept of Growth in Fishes. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* 16, 721—745.
- Parrish, B. B., & R. Jones (1953): The State of the Haddock Stocks in the North Sea 1946—50 and at Faroe 1941—50. — *Marine Res. Scot.* 1952 (4), 1—27.
- Parrish, B. B., & D. P. Sharman (1958): Some Remarks on Methods Used in Herring „Racial“ Investigations with Special Reference to Otolith Studies. — *Cons. Internat. Expl. Mer, Rapp. Proc. Verb. Réunion.* 143 (2), 66—80.
- Parrish, B. B., A. Saville, R. E. Craig, J. G. Baxter, & R. Priestley (1959): Observations on Herring Spawning and Larval Distribution in the Firth of Clyde in 1958. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 38, 445—453.

- Pearl, R., & L. J. Reed (1923): On the Mathematical Theory of Population Growth. — *Metron* 3 (1), 6—19.
- Richardson, J. D., & J. A. Gulland (1958): Description of Model Used to Demonstrate Dynamics of Exploited Fish Stocks. — *Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 24 (1), 55—61.
- Ricker, W. F. (1940): Relation of "Catch per Unit Effort" to Abundance and Rate of Exploitation. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* 5 (1), 43—70.
- (1954): Stock and Recruitment. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* 11 (5), 559—623.
- (1958 a): Handbook of Computations for Biological Statistics of Fish Populations. — *Bull. Fish. Res. Bd. Canada* 119, 300 S.
- (1958 b): The Quota System of Regulation: How It Works, Its Advantages and Drawbacks. — *Western Fisheries* 56 (4), 10 ff.
- Russell, E. S. (1931): Some Theoretical Considerations on the „Overfishing“ Problem. — *Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 6 (1), 3—20.
- (1942): The Overfishing Problem. — *De Lamar Lectures, Cambridge*, 130 pp.
- Saville, A. (1959): The Planktonic Stages of the Haddock in Scottish Waters. — *Marine Res. Scot.* 3, 1—23.
- Schaefer, M. B. (1954 a): Some Aspects of the Dynamics of Populations Important to the Management of the Commercial Marine Fisheries. — *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 1 (2), 25—56.
- (1954 b): Fisheries Dynamics and the Concept of Maximum Equilibrium Catch. — *Proc. Gulf Caribbean Fish. Inst. 6th Ann. Sess. 1953*, 53—64.
- (1957 a): A Study of the Dynamics of the Fishery for Yellowfin Tuna in the Eastern Tropical Pacific Ocean. — *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 2 (6), 247—285.
- (1957 b): Some Considerations of Population Dynamics and Economics in Relation to the Management of the Commercial Marine Fisheries. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* 14 (5), 669—681.
- Scott, A. (1955): The Fishery: The Objectives of Sole Ownership. — *J. Polit. Economy* 63, 116—124.
- Scott Gordon, H. (1953): An Economic Approach to the Optimum Utilization of Fishery Resources. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* 10 (7), 442—457.
- (1954): The Economic Theory of a Common-property Resource: The Fishery. — *J. Polit. Economy* 62 (2), 124—142.
- Silliman, R. P. (1943): Studies on the Pacific Pilchard or Sardine (*Sardinops caerulea*). 5. A Method of Computing Mortalities and Replacements. — *U. S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fisheries* 24.
- Silliman, R. P., & J. S. Gutsell (1958): Experimental Exploitation of Fish Populations. — *U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* 58, no. 133, 215—252.
- Simpson, A. C. (1959): The Spawning of the Plaice in the North Sea. — *Fishery Invest., Lond. Ser. II*, 22, (5), 1—101.
- Tanaka, S. (1957 a): Relation between Baranov's Mathematical Model and Sigmoid Curve. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 23 (1), 12—18.
- (1957 b): An Index to Relative Size of Fish Population and Effective Fishing Effort. — *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 17, 1—14.
- Thompson, W. F. (1937): Theory of the Effect of Fishing on the Stock of Halibut. — *Rep. Internat. Fish. Comm.* 12.
- (1950): The Effect of Fishing on Stocks of Halibut in the Pacific. — *Publ. Fish. Res. Inst. Univ. Washington*.
- Thompson, W. F., & F. H. Bell (1934): Biological Statistics of the Pacific Halibut Fishery (2). Effect of Changes in Intensity upon Total Yield and Yield per Unit of Gear. — *Rep. Internat. Fish. Comm.* 8.
- Volterra, V. (1928): Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. — *Engl. Übersetzung von M. E. Wells in: Cons. Internat. Expl. Mer, J. Cons.* 3 (1), 3—51.
- Walter, E. (1934): Grundlagen der allgemeinen fischereilichen Produktionslehre. — *Handb. Binnenfisch. Mitteleuropas* 4, 483—662.
- Wiborg, K. F. (1957): Factors influencing the Size of the Year Classes in the Arcto-Norwegian Tribe of Cod. — *Fiskeridir. Skr., Havundersøk.* 11 (8), 5—24.
- Widrig, T. M. (1954): Method of Estimating Fish Populations with Application to Pacific Sardine. — *U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* 56, no. 94, 141—166.
- Woodhead, A. D. (1960): Nutrition and Reproductive Capacity in Fish. — *Proc. Nutr. Soc.* 19, 23—28.

Anhang

Populationsdynamische Symbole und Definitionen

Die nachfolgenden Symbole und englischen Bezeichnungen sind im wesentlichen der Arbeit von H o l t (1960) entnommen. Sie entsprechen den in den letzten Jahren getroffenen internationalen Vereinbarungen zur populationsdynamischen Terminologie. Diese Symbole weichen erheblich von den in B e v e r t o n und H o l t (1957) und andernorts verwendeten Zeichen ab. Die deutschen Bezeichnungen enthalten in vielen Fällen jeweils einen gebräuchlichen Kurzausdruck und eine längere Umschreibung des populationsdynamischen Begriffes (vgl. auch Fußnote ⁹⁾, S. 60).

Symbol	englische Bezeichnung	deutsche Bezeichnung
N	total number of fish in stock	Bestandsgröße, Stückzahl der Fische eines Bestandes
P	total weight of fish in stock, stock biomass	Bestandsgewicht, Biomasse, Gesamtgewicht der Fische eines Bestandes
R	number of recruits, (annual) recruitment entering the exploitable phase of a stock in a given period	Nachwuchsziffer, (jährlicher) Nachwuchs des befischbaren Bestandes
N', P' und R' beziehen sich nur auf den Teil des Bestandes, der sich aus Fischen fangbarer Größe zusammensetzt.		
Y_N (oder C)	total number of fish in catch	Stückertrag, Fang nach Anzahl
Y_W	total weight of fish in catch, yield	Gewichtsertrag, Fang nach Gewicht
l	fish length	Fischlänge
w	fish weight	Fischgewicht
	time (either absolute or in terms of life-span of fish)	Zeit
t_r	age at recruitment; age at which fish are recruited to fishable stock	Nachwuchsalter, mittleres Alter der Fische beim Eintritt in den befischbaren Bestand
l_r	length at recruitment; length of fish at age t_r weight at recruitment; weight of fish at age t_r	mittlere Nachwuchslänge, mittlere Länge der Fische im Alter t_r , mittleres Nachwuchsgewicht, mittleres Gewicht der Fische im Alter t_r
	age at first capture (when fish are first liable to capture by the fishing gear used)	Mindestfangalter, mittleres Mindestalter der fangbaren Fische
	length at first capture; length of fish at age t_c	mittlere Länge der Fische im Alter t_c
	weight at first capture; weight of fish at age t_c	mittleres Gewicht der Fische im Alter t_c
t_{∞}	maximum age	Höchstalter
Z	instantaneous total mortality coefficient = $-dN/Ndt = F + M$	Gesamtsterblichkeit, (exponentieller) Koeffizient der Gesamtverluste
F	instantaneous coefficient of fishing mortality	fischereibedingte Sterblichkeit, (exponentieller) Koeffizient der fischereibedingten Verluste
M	instantaneous coefficient of mortality by (natural) causes other than fishing	natürliche Sterblichkeit, (exponentieller) Koeffizient der natürlichen Verluste
S	(mean) survival rate, fraction surviving; exp $(-Z)$	Überlebensrate, Anteil der Überlebenden
$1 - S$	mortality rate	Sterblichkeitsrate
E	exploitation rate, expectation of death by capture; $(1 - S) F/Z$	Nutzungsrate, fischereibedingte Todeserwartung
D	expectation of death by natural causes; $(1 - S) M/Z$	naturbedingte Todeserwartung

Symbol	englische Bezeichnung	deutsche Bezeichnung
X	fishing effort	Fischereiaufwand
g	uncorrected fishing effort; fishing effort as recorded	ungewogener Fischereiaufwand, Anzahl der Befischungseinheiten
f	effective overall fishing intensity; weighted mean fishing effort per unit area, expressed in standard units and calculated with weighting factors equal to the density of fish in each area	wirksame Befischungsintensität; Fischereiaufwand je Gebietseinheit, gewogen nach der Verteilung der Fische
q	catchability coefficient; F/f	Fangbarkeitskoeffizient
Y/f; C/f; Y/g; C/g	catch per unit effort	Einheitsfang, Ertrag je Befischungseinheit
i oder x als Index	year-class	Jahresklasse, Jahrgang
j oder n als Index	age-group	Altersgruppe
k	condition factor	Längen-Gewichts-Koeffizient, Ernährungskoeffizient
Parameter der Wachstumsgleichung von v. Bertalanffy:		
t_0	arbitrary origin of growth curve	theoretisches Alter der Fische bei der Länge 0
L_∞	asymptote of curve of growth in length	Endlänge
W_∞	asymptote of curve of growth in weight	Endgewicht
K	parameter of catabolism	Abbau-Konstante
U	summation constant in equation for growth in weight	Summationskonstante in der Gleichung für das Gewichtswachstum